II. Zoologisches Institut der Universität Wien (Vorstand Prof. Dr. W. Kühnelt)

Physiologische Aspekte des Trockenschlafs der Landschnecken

Von Herbert Nopp

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 26. Jänner 1973 durch das w. M. Wilhelm Kühnelt)

Einleitung

Die Landschnecken hängen hinsichtlich dessen, was man gemeinhin „aktives Leben" nennt, in außerordentlich starkem Maße von der Verfügbarkeit flüssigen Wassers ab. Unter vergleichbaren Landtiergruppen sind sie nicht nur die Feuchtlufttiere schlechthin, sondern die überwiegende Mehrheit von ihnen benötigt flüssiges Wasser, sei es als Regen, Taufall oder kapillares Bodenwasser, um die Mehrzahl der äußerlich sichtbaren Lebensäußerungen, wie Bewegung oder Nahrungsaufnahme, zu vollziehen. Dies rührt daher, daß sie im „aktiven Zustand", worunter alle Aktivitäten verstanden werden sollen, bei welchen Kopf und Fuß der Gehäuseschnecken nicht ins Gehäuse zurückgezogen sind, auf Grund ihrer feuchten Körperoberfläche fast wie eine freie Wasseroberfläche transpirieren. Transpiration und Schleimabgabe bewirken nämlich, daß der Gewichtsverlust einer kriechenden Gehäuseschnecke — bezogen auf die dabei exponierte Körperoberfläche — der Evaporation einer freien Wasseroberfläche gleichkommt, was später noch ausführlich zu behandeln sein wird. Da nun dieser Wasserverlust beim Kriechen den Aktionsradius stark begrenzt und in vielen Landlebensräumen flüssiges Wasser der beiden erstgenannten Arten (Regen und Tau) nur zeitweilig zur Verfügung stehen, verbringen jene Landschnecken, welche nicht an mehr oder weniger feuchten Örtlichkeiten leben, einen relativ großen Teil ihres Lebens in jenem Zustand, welchen man als Trockenschlaf (engl. estivation)

Adresse: Dr. Herbert Nopp, II. Zoologisches Institut der Universität Wien, Dr. Karl Lueger-Ring 1, A-1010 Wien.

bezeichnet: Kopf und Fuß sind ins Gehäuse zurückgezogen, von den Weichteilen sind in der Gehäusemündung nur die zu einer einheitlichen Fläche zusammengeschlagenen Mantelränder, der sogenannte Mantelkragen, zu sehen; diese Fläche wird nur durch das zeitweilig geöffnete Atemloch (Pneumostom) durchbrochen. Die Gehäusemündung liegt häufig dem Substrat an und wird meist von einer oder mehreren Membranen aus eingetrocknetem Schleim verschlossen. Analoges gilt von den echt landlebenden Prosobranchiern und jenen Süßwasserprosobranchiern, welche vorübergehende Austrocknung von Gewässern ertragen (s. MEENAKSHI 1956, 1964, HUNTER 1964, LITTLE 1968); sie verschließen im Zustand des Trockenschlafs die Gehäusemündung mit Hilfe des Operculums und dichten den Spalt zwischen Operculum und Schale mittels eintrocknenden Schleims ab, wodurch einzelne Arten auch zu monatelangem Ausdauern ohne Wasser befähigt sind. Schließlich bestehen gute Gründe, auch bei wasserlebenden Basommatophoren in jenen Fällen von Trockenschlaf zu sprechen, wenn sie bestimmte Lebensperioden (z. B. das Austrocknen astatischer Gewässer) außerhalb des Wassers zubringen und dabei oft in ganz ähnlicher Weise wie trockenschlafende Stylommatophoren die Gehäusemündung mit Membranen verschließen. Die Trockenschlafdauer einzelner Basommatophoren (besonders mancher Planorbiden) kann dabei auch Monate bis etwa zwei Jahre betragen (PRECHT 1939, BÖTTGER 1944, OLIVIER und BARBAROSA 1956, v. BRAND und Mitarb. 1957, MATZKE 1959, KLEKOWSKI 1959b, 1961, LYNCH 1966, RICHARDS 1968). Aestivierende Prosobranchier und Basommatophoren werden daher im folgenden in die Betrachtung mit eingeschlossen, wobei erstaunliche Ähnlichkeiten der Lösung verschiedenster Trockenschlafprobleme bei allen drei Gruppen aufzuzeigen sein werden.

Aus dem skizzenhaft Angedeuteten ist bereits zu erwarten, daß im Zustand des Trockenschlafs je nach der Dauer der von der betreffenden Art normalerweise ertragenen Trockenperiode (die mehrere Jahre betragen kann — COMFORT 1957, BAKER 1958, MACHIN 1967) die Funktionen des Wasserhaushalts, des Stoffwechsels, der Exkretion usf. einer mehr oder weniger straffen Kontrolle unterliegen. Über die Steuerung aller dieser Vorgänge ist trotz intensiver Forschung noch außerordentlich wenig bekannt, und es ist ein Hauptziel dieser Übersicht, das wenige Bekannte im Zusammenhang des Trockenschlafs als Gesamtphänomen darzustellen und nicht so sehr gesicherte Positionen als Fragestellungen aufzuzeigen.

Die deutsche Bezeichnung „Trockenschlaf" könnte den Eindruck erwecken, als handle es sich „nur negativ" um das Über-

dauern ungünstiger Umstände. Diese Zusammenstellung soll daher klar herausarbeiten, daß manche Landgehäuseschnecken an diese intermittierende Art des Lebensvollzugs bis tief ins subzelluläre Geschehen hinein angepaßt sind und die Unterbrechung der Aktivitätsphasen durch Trockenperioden obligat brauchen. Diese intermittierende Lebensweise bietet ein hervorragendes Beispiel für jene Art biologischer Rhythmen, die — endogen „vorgesehen" und in der Aktualisierung doch umweltinduziert — in ihrer Phasenlänge zwischen circadianen und circaannuellen Rhythmen liegen (s. S. 6f).

In einer weiteren Hinsicht ist die Bezeichnung Trocken-„Schlaf" irreführend: Aestivierende Schnecken sind über bestimmte Parameter ihrer Umgebung ständig sehr genau informiert und reagieren — ohne äußerlich erkennbare Anzeichen — sehr empfindlich auf deren Veränderungen bzw. Störungen (MACHIN 1965, NOPP 1965, 1971a, COLES 1968, SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971), was sich bei experimentellen Arbeiten an trockenschlafenden Individuen sehr erschwerend bemerkbar macht.

Wenn auch die eigentliche Ursache für den Trockenschlaf der Landschnecken im Wasserhaushalt zu suchen ist, so sprechen doch einige Gründe dafür, die Teilgebiete des Stoffwechsels im engeren Sinne vor jenen des Wasser- und Ionenhaushalts zu besprechen: Erstens weist der Trockenschlafstoffwechsel durchaus eine ganze Reihe eigenständiger Aspekte auf; die Ökonomie der Energievorräte sei dafür als Beispiel genannt. Zweitens wurden manche Detailfragen — z. B. Temperatur- und Lichteinfluß — hier bisher gründlicher bearbeitet als hinsichtlich des Wasserhaushalts. Es erscheint daher zweckmäßig, sie hier ausführlicher zu behandeln und später nur kurz darauf einzugehen.

Die lose aneinandergereihten Unterkapitel werden selbstverständlich weitgehend unter dem Blickwinkel des Trockenschlafs behandelt, d. h. nur insoweit, als es für die in der Einleitung umgrenzte Thematik von Bedeutung zu sein scheint. Dies schließt nicht aus, daß zeitweilig auch der Ablauf einer Funktion während aktiver Phasen betrachtet werden muß. Zwei Einschränkungen sind noch anzumerken: Die Mehrzahl der Arten, über die Arbeiten im Zusammenhang mit dem Trockenschlaf vorliegen, sind herbivor oder omnivor (wenn tierische Zusatznahrung auch durchaus vorteilhaft sein mag; DEGNER 1928, BOVBJERG 1968). Auf carnivore Arten wird daher kaum eingegangen, was z. B. in den Kapiteln Verdauung oder Exkretion wesentlich ist. Weiters treffen einige der Aussagen im Vollsinn nur auf xerophile Arten zu, hygrophile Arten werden deshalb meist gesondert genannt.

Die Betrachtung der Physiologie des Trockenschlafs der Landschnecken zielt darauf ab, trotz Beschränkung auf einen Teilaspekt, nämlich das physiologische Geschehen während der Phasen äußerlicher Inaktivität, doch wesentliche Gesichtspunkte der gesamten Biologie dieser Tiere sichtbar zu machen.

Meinem Lehrer Prof. Dr. W. KÜHNELT danke ich für seine stete Förderung und zahlreiche anregende Diskussionen. Doktor O. PICHER und den Doktoranden H. FRÜHLING, G. IMHOF und H. KRATOCHVIL sei für ihre Mitarbeit an einzelnen Teilfragen gedankt, ebenso dem Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung in Österreich für finanzielle Unterstützung.

Aktivität und Nahrungsaufnahme

Zahlreiche Autoren stimmen darin überein, daß Aktivität und Nahrungsaufnahme bei vielen Landschnecken zu Zeiten erfolgen, an welchen durch Regen, Nebel oder nächtlichen Taufall die Unterlage mehr oder weniger naß, daß heißt, wenigstens von kleinen Tröpfchen flüssigen Wassers bedeckt ist (KÜNKEL 1916, HOWES und WELLS 1934a, BARNES and WEIL 1944/45, SHALEM 1949, POMEROY 1969 u. a.). Da die gängigen Nahrungsstoffe, nämlich Teile höherer Pflanzen, Algen, Flechten, Pilze, Aas oder sonstige tierische Nahrung (Angaben bei FRÖMMING 1954, 1962) meist einen durchaus reichlichen Wassergehalt aufweisen, dürfte dieses Zusammentreffen von Nahrungsaufnahme und feuchtem Zustand der Umgebung weniger für die Nahrungsaufnahme selbst als vielmehr für die Lokomotion, genauer für den Ersatz des durch Verdunstung und Schleimabgabe beim Kriechen verlorenen Wassers bedeutsam sein. Eine bei der Haltung von Landgehäuseschnecken alltägliche Beobachtung wurde z. B. von HOWES und WELLS (1934a) auch experimentell bestätigt: Fütterung ohne gleichzeitiges Wasserangebot vermag normalerweise aestivierende Tiere nicht zur Aktivität zu veranlassen. Es dürfte jedenfalls mit dem Vermeiden der Austrocknung bei Sonneneinstrahlung bzw. der Ausnützung der höheren Luftfeuchtigkeit und des Taufalls zusammenhängen, daß oberflächlich lebende Schnecken — abgesehen von nebligem oder regnerischem Wetter — überwiegend nachtaktiv sind. Die Nachtaktivität (mit unterschiedlicher Lage der Aktivitätsmaxima im Verlauf der Dunkelperiode) wurde experimentell bevorzugt an Nacktschnecken studiert (DAINTON 1954, NEWELL 1966, DAXL 1969), wird aber auch in vielen Arbeiten zur Biologie von Gehäuseschnecken erwähnt (s. z. B. KÜNKEL 1916, WARBURG 1965; vgl. auch HUNTER 1964) und kann nach einem Jahrzehnt erfolgreicher Schneckenhaltung für wenigstens ein halbes Dutzend Helicidenarten bestätigt werden: Bei

Futtervorlage und anschließendem Besprühen am Ende der Lichtphase bzw. am Beginn der Dunkelphase geht stets ein signifikant höherer Prozentsatz der Tiere ans Futter als am Beginn der Lichtphase.

Widersprüchlich sind die Angaben über die Faktoren, die die nächtliche Aktivität steuern oder synchronisieren, wobei wiederum bevorzugt Nacktschnecken untersucht wurden. Teils wurde die Temperaturänderung (Hogben und Kirk 1944, *Arion*, *Helix*; Dainton 1954 a, b, *Agriolimax reticulatus*), teils der Lichtwechsel (Lewis 1969 a, b, *Arion ater*), teils auch eine Kombination der beiden Faktoren (P. F. Newell 1966, Nacktschnecken; Daxl 1969, 4 Nacktschneckenarten) mit einer Prävalenz des Faktors Licht als entscheidend für Aktivität und Nahrungsaufnahme festgestellt; die Unterschiede der Ergebnisse mögen in artlichen Differenzen, wahrscheinlich aber auch in den unterschiedlichen Versuchsbedingungen zu suchen sein. Eine endogene Komponente der circadianen Aktivitätsperiodik ist nach Lewis (1969b) zumindest für *Arion ater* gesichert: Bei konstanter Feuchtigkeit, konstanter Temperatur und Dauerdunkel hält die Aktivitätsrhythmik (mit weniger als 24 Stunden Periodik) an und folgt abnormalen Lichtzyklen nicht. Für *Achatina* sp. kann das Vorhandensein einer endogenen Komponente bestätigt werden: Bei dreijähriger Laborhaltung hielten die Tiere auch bei Dauerlicht, unregelmäßig wechselnder Lichtphase und unregelmäßig wechselnder Temperatur und Feuchtigkeit mit bemerkenswerter Genauigkeit an ihrem circadianen Aktivitätsrhythmus fest (Nopp unpubl.). Insgesamt dürfte die circadiane Rhythmik der Landschnecken vom Licht synchronisiert werden, wobei zusätzlich Temperatursenkung und vermutlich das Vorhandensein entsprechender Feuchtigkeit bzw. flüssigen Wassers als Anstoß zur Aktivität (besonders nach längerem Trockenschlaf) wirksam sein dürften (vgl. auch Hyman 1967).

Obwohl die circadiane Aktivitätsrhythmik nicht unmittelbar mit dem Trockenschlaf zu tun hat, wurde auf sie eingegangen, weil die Aktivitätspausen während der Lichtphasen bei Trockenheit direkt in den Trockenschlaf überleiten können und weil sich hierbei vorläufig deutlicher eine endogene Komponente aufweisen läßt als bei den nachfolgenden, über 24 Stunden hinausreichenden Perioden der Aktivität bzw. des Trockenschlafs. Dennoch ist es ein schon erwähntes Ziel dieser Übersicht, im Zusammenhang mit dem Phänomen des Trockenschlafs gerade jene längerfristigen Phasen der Aktivität und Inaktivität herauszustellen, die in ihrer Phasenlänge zwischen circadianen und circaannuellen Oszillationen liegen, und den Wahrscheinlichkeitsbeweis zu führen, daß auch sie nicht

nur von den äußeren Umständen (Regen, Nebel, Tau), sondern ebensosehr von der Organisation des gesamten Lebensablaufs der betreffenden Art bedingt sind. Wenn auch manche Argumente dafür erst in späteren Abschnitten geboten werden können, sollen doch schon hier einzelne Tatsachen angeführt werden. Als experimenteller Beleg dafür können die Versuche von WELLS (1944) dienen, daß *Helix pomatia* auch im konstant „günstigen" (=feuchten) Milieu nicht gleichmäßig aktiv ist, sondern (ein- bis zweiwöchige) Aktivitätsphasen erkennen läßt (Zusammenhänge mit dem Wasserhaushalt werden erst später zu diskutieren sein, s. S. 47). Eine Reihe von Haltungsbeobachtungen fügt sich dem zwanglos an: Extremer xerophile Arten sterben sogar relativ rasch, wenn man sie durch ständiges Befeuchten daran hindert, eine Aktivitätsphase zu beenden und in den Zustand des Trockenschlafs überzugehen. Mediterrane Arten wie *Helix aspersa* und *Eobania vermiculata* gehen nach Beendigung einer Trockenperiode nur einige Tage lang willig ans Futter und ziehen sich dann (auch bei Abkühlung, Fütterung und Besprühen am Ende der Lichtphase) wieder für Tage bis Wochen (je nach Jahreszeit und sonstigen Umständen wie die Großwetterlage) zum Trockenschlaf ins Gehäuse zurück. Daraus resultiert die seit langem bei den genannten Arten erfolgreich angewandte Haltungstechnik, sie nach drei bis fünf Futtertagen wieder vier bis zehn Tage ohne Futter und Besprühen zu lassen und außerdem im Sommer (16 L/8 D, 20—30° C) ein bis zwei Trockenmonate und im Winter (8 L/16 D, 12—19° C) zwei bis vier Trockenmonate einzuschieben. Diese äußerlich gebotenen Perioden scheinen für die genannten Arten ungefähr dem endogen geforderten Muster zu entsprechen. Bei anderen Arten dürften die Verhältnisse (mit entsprechenden, ökologisch verständlichen Änderungen der Phasenlängen) ähnlich sein. KÜNKEL (1916) waren diese Zusammenhänge übrigens schon durchaus bekannt, denn er schreibt, daß trockenliebende Arten „sprungweise" leben und an feuchten Orten nicht gedeihen, was er in Freilandbeobachtungen und Zuchtversuchen bestätigt fand.

Auch hygrophile Arten, die in ihrer natürlichen Umgebung häufig Wasser zur Verfügung haben und entsprechend regelmäßiger aktiv sind, legen nach meinen Beobachtungen regelmäßig mehrtägige Trockenschlafpausen ein. Über die stoffwechselphysiologische Rolle dieser Ruheperioden wird noch zu sprechen sein, hier sei nur noch angeführt, daß auch Basommatophoren verschiedentlich unabhängig vom Austrocknen der Wohngewässers an Pflanzen oder am Ufer (oder an der Aquarienscheibe) aus dem Wasser kriechen, Verschlußmembranen ausbilden und freiwillig Aestivationsperioden

durchmachen (RICHARDS 1968, *Biomphalaria glabrata*). Schließlich sprechen Beobachtungen an xerophilen Arten dafür, daß auch im Freileben gelegentlich freiwillige Trockenschlafphasen längerer Dauer eingehalten werden: Sammelt man nämlich nach einem kräftigen Regen z. B. *Helix aspersa* auf, so stellt sich regelmäßig heraus, daß ein bestimmter Prozentsatz überhaupt nicht aktiv war, was an den konzentrischen Aufhängehäuten dieser Art, den eventuell vorhandenen Verschlußhäuten und dem Austrocknungszustand des Weichkörpers zu erkennen ist; diese Individuen, die an durchaus exponierten Stellen sitzen können, haben den Regen sicher nicht „übersehen", sondern aus inneren Gründen nicht für Aktivität und Nahrungsaufnahme genützt.

Über den endogenen Anteil am jahreszeitlichen Wechsel des Musters von Aktivität und Inaktivität liegen naturgemäß kaum Angaben vor. Am gesichertsten erscheint eine endogene Komponente für den Beginn, die Aufrechterhaltung und eventuell auch für das Ende des Winterschlafs der Weinbergschnecke (MEISENHEIMER 1912, KÜNKEL 1916, BONAVITA 1961 u. a.), auch wenn einige Autoren die Versuchstiere erfolgreich an der Eindeckelung hindern und sie über den Winter aktiv halten konnten. Die deutlich erhöhte Mortalität bei solchen Versuchstiergruppen und die Tatsache, daß manche Funktionen trotz verhinderter Eindeckelung die jahreszeitlich entsprechenden Veränderungen zeigen, deuten doch auf eine endogene Jahresrhythmik hin. Allerdings wurden (verständlicherweise) in keinem Fall Versuchstiergruppen über einige Jahre unter Ausschluß exogener Zeitgeber (einschließlich solcher wie etwa die Schwankungen des erdmagnetischen Feldes) gehalten, so daß alle Angaben über endogene Jahresrhythmen mit den gleichen Einwänden belastet sind wie bei manchen anderen Tiergruppen auch.

Verdauung

Bei der Betrachtung des Trockenschlafs der Landschnecken sind zwei Aspekte der Verdauung von besonderem Interesse, nämlich der Stillstand von Nahrungsaufnahme, Verdauung und Kotabgabe bei plötzlich erzwungenem Trockenschlaf und die Zyklik des Verdauungs- und Resorptionsgeschehens. Zum Verdauungsstillstand: Der Darm winter- oder trockenschlafender Landschnekken erweist sich normalerweise als leer, oder, besser gesagt, als von einer klaren Flüssigkeit erfüllt (s. HUNTER 1964). Sowohl bei der winterschlafenden Weinbergschnecke (FISCHER 1931) als auch bei trockenschlafenden Vertretern verschiedener Arten können aber auch Nahrungsreste das Lumen erfüllen, ohne daß dies für die

Tiere nachteilig zu sein scheint. Individuen mehrerer Arten, die im Freiland nach längerem Trockenschlaf (diagnostiziert am Austrocknungszustand, der Zahl der Verschlußhäute und der Witterung vor der Aufsammlung) gesammelt wurden wie auch solche, die in Gefangenschaft einem mehrwöchigen Trockenschlaf unterworfen wurden, hatten fallweise den Darm mit Nahrungsbrei gefüllt. Füttert man nämlich gefangene Schnecken vor und nach einer Trockenschlafperiode mit verschiedenem Futter, so läßt die unterschiedliche Farbe der Faeces erkennen, wieviel über den Trockenschlaf hinweg im Darm augenscheinlich unverändert erhalten wurde. Das soeben beschriebene Fütterungsexperiment — zuerst unabsichtlich ausgeführt, später mehrfach wiederholt — ergab, daß sich Karottenfaeces nach fünfmonatigem Trockenschlaf (*Eobania vermiculata*) dem Aussehen nach nicht von solchen unterscheiden, die zwei bis drei Tage nach der Nahrungsaufnahme abgegeben wurden. Chemische oder kalorimetrische Untersuchungen an solch „lang konservierten" Darminhalten scheinen bisher von niemandem ausgeführt worden zu sein, wären aber in Anbetracht der normalerweise geringen Nahrungsnutzung bei Schnecken gewiß bemerkungswert.

Mehr als Arbeitshypothese denn als Beobachtungsergebnis müßte man vermuten, daß wasserreiche Tiere bei freiwilligem oder durch Wasserentzug erzwungenem Trockenschlaf während der Übergangsphase, welche ein bis vier Tage dauert, noch vor der Bildung der ersten richtigen Verschlußhaut den Darminhalt weitgehend abgeben (gelegentlich finden sich die letzten, vor dem Trockenschlaf abgegebenen Faeces angetrocknet an der ersten Verschlußmembran); nicht voll hydrierte Tiere dagegen behalten ihn, vermutlich aus Gründen der Wasserökonomie, im Darm. Die erstaunlich bakteriostatische Wirksamkeit des Darmsaftes, die dieses lange Bewahren wenig ausgenützter und daher noch hochwertiger Nahrungsstoffe ermöglicht, wurde experimentell untersucht und bestätigt (NAVRATIL und LÖW mündlich), während die oft behauptete bakteriostatische Wirkung des Schneckenschleims nicht den Tatsachen entsprechen dürfte (CAMPION 1961).

Über den Stillstand der Verdauung bzw. Änderungen von Enzymaktivitäten finden sich nur spärliche Angaben, wohl, weil bei histologischen Untersuchungen von Mitteldarmdrüse und Darm nicht immer auf den Aktivitätszustand Rücksicht genommen wurde. Die Verdauung und Resorption geschieht sowohl extracellulär im Lumen als auch intracellulär nach Phagocytose in den Zellen der Mitteldarmdrüse (OWEN 1966; Lit. reichlich und z. T. widersprüchlich: BARFURTH 1883, KRIJGSMAN 1929, ROSEN 1930,

Hörstadius 1933, Rosen 1941, Guardabassi und Ferreri 1952, Thiele 1953, Parnas 1961, Ferreri 1962, Rosenbaum und Ditzion 1963, Sumner 1965, Koopmans 1970 u. a.). Die Zellen der Mitteldarmdrüse differenzieren sich aus dünnen, undifferenzierten Zellen zu zwei Typen, den Sekretions-Resorptions-Zellen (Thiele 1953 = Leberzellen, Fermentzellen, Verdauungszellen .) und den Kalkzellen (= Calciumzellen, lime cells . .) (Literaturauswahl: Meisenheimer 1912, Grünbaum 1913, Krijgsman 1925, 1929, Bäcker 1932, Filhol 1937, Thiele 1953, McGee-Russell 1957, Bani 1963, David und Götze 1963, Rosenbaum und Ditzion 1963, Sumner 1965, 1966, 1969, Walker 1970a). Nach Thiele (1953) kommt beiden Typen sekretorische Funktion zu, den S-R-Zellen außerdem resorptive, den Ca-Zellen Speicherfunktion (Ca-Sphärite); die manchmal auch unterschiedenen, lipofuscinhaltigen Exkret-Zellen werden als degenerierende S-R-Zellen (Walker 1970a) oder als degenerierende Ca-Zellen (Sumner 1965, 1966) aufgefaßt. Die Tätigkeit der S-R-Zellen ist nach Sumner (1965) sowohl resorptiv als auch phagocytär.

Was nun die Änderung von Enzymaktivitäten während des Trockenschlafs anbelangt, so fanden Rosenbaum und Ditzion (1963), die einige intracelluläre Enzyme (saure Phosphatase, ß-Glucuronidase, unspezifische Esterase, Aminopeptidase) der Ca- und S-R-Zellen der Mitteldarmdrüse von *H. pomatia* untersuchten, daß die Enzyme der S-R-Zellen, besonders die ß-Glucuronidase und die unspezifische Esterase, deutliche Unterschiede der Anfärbbarkeit zwischen gefütterten und hungernden Tieren zeigten; die hungernden Tiere waren wenigstens sieben Tage ohne Nahrung gehalten worden und hatten sich vermutlich zum Trockenschlaf ins Gehäuse zurückgezogen, wenn darüber auch keine Angaben gemacht werden. In den Ca-Zellen war färberisch von den genannten Enzymen nur die saure Phosphatase (ohne erkennbare Verminderung bei Hunger) darstellbar. Ähnliche Unterschiede zwischen gefütterten und hungernden (vermutlich trockenschlafenden) Tieren in der Darstellbarkeit intracellulärer Enzyme der Mitteldarmdrüse berichteten auch Holden und Tracey (1950) und Jarridge und Henry (1952) (beide zit. nach Rosenbaum und Ditzion 1963). Schließlich variiert auch die Zahl, Größe und Verteilung der verschiedenen Granulatypen in den Zellen der Mitteldarmdrüse mit dem Verdauungszustand (Krijgsman 1929, Rosen 1941, Thiele 1953). Über extracelluläre Enzyme des Darmsaftes schreibt Ferreri (1962), daß die proteolytische Aktivität von Sommer- und Wintertieren (letztere vermutlich eingedeckelt) von *H. pomatia* keinen Unterschied ergab (Rosen 1941 hatte im Darm keine Pro-

tease-Aktivität gefunden, MEWS 1957 gibt an, daß der *Helix*-Magensaft zwar im Sommer, nicht aber im Winter proteolytisch tätig war).

Zur Zyklik der Verdauung: KRIJGSMAN entdeckte 1925, daß die Ferment- und Ca-Zellen der Mitteldarmdrüse von *H. pomatia* ihre Sekrete nicht kontinuierlich, sondern rhythmisch ins Lumen entleeren, wie es auch bei anderen Evertebraten von HIRSCH (1917, 1918; HIRSCH und JACOBS 1929) beschrieben wurde. Die Untersuchungsmethode sei nach der Arbeit von KRIJGSMAN (1929) kurz beschrieben: Eingedeckelte *H. pomatia* wurden durch Entfernen des Epiphragmas geweckt und 48 Stunden feucht gehalten; danach erhielten sie Futter vorgesetzt und wurden nach 30 Minuten Fraßzeit wieder vom Futter getrennt. Unmittelbar nach der Unterbrechung der Freßtätigkeit und bis zur zwölften Stunde danach wurden alle 30 Minuten Tiere getötet und fixiert. Aus den so erhaltenen, histologischen Augenblicksbildern wurde die Dynamik des Verdauungsgeschehens rekonstruiert. Nach THIELE (1953), der die Mitteldarmdrüse von 31 Gastropodenarten untersuchte und mit der gleichen Stufenmethodik wie KRIJGSMAN die Befunde über die Rhythmik der Verdauung von *Helix pomatia* im wesentlichen bestätigte und auf *Cepaea nemoralis* ausdehnte, spielt sich bei einer Fütterung nach vorausgehender Hungerperiode folgendes ab: Die S-R-Zellen und die Ca-Zellen werden durch einen unbekannten Reiz im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme sehr rasch aktiviert, durchlaufen mehrere, unterscheidbare Stadien der Sekretbildung und Ausschüttung und kehren im Falle der S-R-Zellen auf den Ausgangszustand zurück; die Ca-Zellen machen nur eine Arbeitsperiode durch, degenerieren dann und werden abgestoßen und durch neue ersetzt. Die S-R-Zellen sind polyphasisch, sie können mehrere Arbeitsperioden hintereinander durchlaufen. Während die Ca-Zellen achron arbeiten, bei der beschriebenen Stufenmethodik also auf einem Schnitt einer Mitteldarmdrüse stets alle Stadien nebeneinander anzutreffen sind, arbeiten alle S-R-Zellen synchron, auf einem bestimmten Schnitt sind daher immer nur Zellen eines einzigen Stadiums anzutreffen. Die Ausschüttung der Sekrete der Ca-Zellen ist aber an die Ausschüttung der S-R-Zellen gebunden, so daß die ganze Mitteldarmdrüse synchron und rhythmisch sezerniert. Bei *Helix pomatia* wurde unter den beschriebenen Bedingungen eine solche synchrone Sekretion eineinhalb, vier und achteinhalb Stunden nach der halbstündigen Nahrungsaufnahme beobachtet und auch ein Anstieg der Lipase- und Cellulase-Aktivität des Darmsaftes unmittelbar nach der histologisch festgestellten Sekretion nachgewiesen (KRIJGSMAN 1925, 1929). Etwas unverständlich mutet es

an, daß die rhythmische Sekretion der Mitteldarmdrüse auch bei Hunger weiterläuft, wenn auch bei *H. pomatia* mit etwas, bei *Cepaea* mit stark verminderter Intensität (THIELE 1953). *Helix* wurde in der genannten Arbeit nach 18, *Cepea* nach 41 Hungertagen untersucht, es läßt sich aber ebenso wie bei der Arbeit von KRIJGSMAN nicht entnehmen, ob die Versuchstiere im feuchten Milieu, also zeitweise aktiv umherkriechend, oder trockenschlafend hungerten. Da die beiden Arten bei gutem Ausgangszustand zehn Monate Trockenschlaf vertragen (KÜNKEL 1916), erscheint die fortgesetzte rhythmische Sekretion der Mitteldarmdrüse wenig sinnvoll. Die zitierten Arbeiten enthalten allerdings keine Angaben über die Periodenlänge bei den Hungertieren, die histologischen Augenblicksbilder sagen darüber verständlicherweise auch nichts aus. Jedenfalls wäre diese Frage wohl einer neuen Bearbeitung mit gezieltem Augenmerk auf verlängerten Trockenschlaf wert.

Die Bedeutung dieser etwas ausführlicher dargestellten Verdauungsrhythmik liegt darin, daß die Mitteldarmdrüse von einem Ruhezustand über verschiedene Stadien der Aktivität wieder einem Ruhezustand zustrebt und — nach entsprechender Refraktärzeit — diesen Zyklus wiederholt. Bei der intensiven Beanspruchung dieser Zellen vermutet schon THIELE, daß die Anzahl der Arbeitsperioden, die sie durchlaufen können, nicht allzu groß sein dürfte. Wegen der synchronen Tätigkeit aller Zellen müßten dann — ungefähr gleichzeitige Abnutzung vorausgesetzt — nach entsprechender Anzahl von Arbeitsperioden alle S-R-Zellen (und das ist die Hauptmenge der Leberzellen) ungefähr zur selben Zeit ersetzt werden, was gewiß eine merkbare Zäsur bedeutete. Von daher könnte man weiterspekulieren, daß die (in einem Falle als mehrstündig gefundene) Verdauungsrhythmik von einer je nach der Art vielleicht mehrmehrtägigen Rhythmik überlagert sein müßte. In der Tat lassen sich einige Tatsachen als Indizien für diese Auffassung beibringen, wenn auch wegen der Artverschiedenheiten und der Unterschiede beim Aktivieren trockenschlafender Tiere von vornherein nur eine ungefähre Übereinstimmung zu erwarten ist: Die Lipidabsorption in der Mitteldarmdrüse von *H. pomatia* beginnt 24 Stunden nach der Fütterung histologisch bemerkbar zu werden, erreicht nach 48 Stunden ihr Maximum und ist nach ungefähr 96 Stunden beendet (GUARDABASSI und FERRERI 1952). In zeitlich ähnlicher Weise wird phagocytierte Proteinnahrung in den S-R-Zellen von *H. pomatia* innerhalb von zwei bis fünf Tagen verdaut (ROSEN 1941). Bei *Eobania vermiculata*, *Helix aspersa* und *Helix pomatia* nehmen die Werte der in vitro-Atmung von Mitteldarmdrüsenschnitten nach Beendigung des Trockenschlafs stark zu, erreichen

nach wenigen Tagen ein Maximum, das etwa dreimal über dem Trockenschlafniveau liegt, und sinken dann im Verlauf von 10 bis 20 Tagen, obwohl die Tiere weiterhin täglich gefüttert und besprüht wurden, unter das Trockenschlafniveau ab (NOPP und FARAHAT 1967; Abb. 1). Auch die Succinatdehydrogenase der Mitteldarmdrüse von *Levantina hierosolyma* erreicht fünf bis sechs Tage nach dem Aufwachen aus dem Trockenschlaf ein vier- bis fünffach über dem Ausgangswert liegendes Maximum (ECKSTEIN und ABRAHAM 1959).

Versucht man diese Indizien auf dem Hintergrund des Lebensablaufs der Tiere zu deuten, so erhält man folgendes Bild: Die Schnecken kriechen nach einer Trockenperiode bei Regen (und

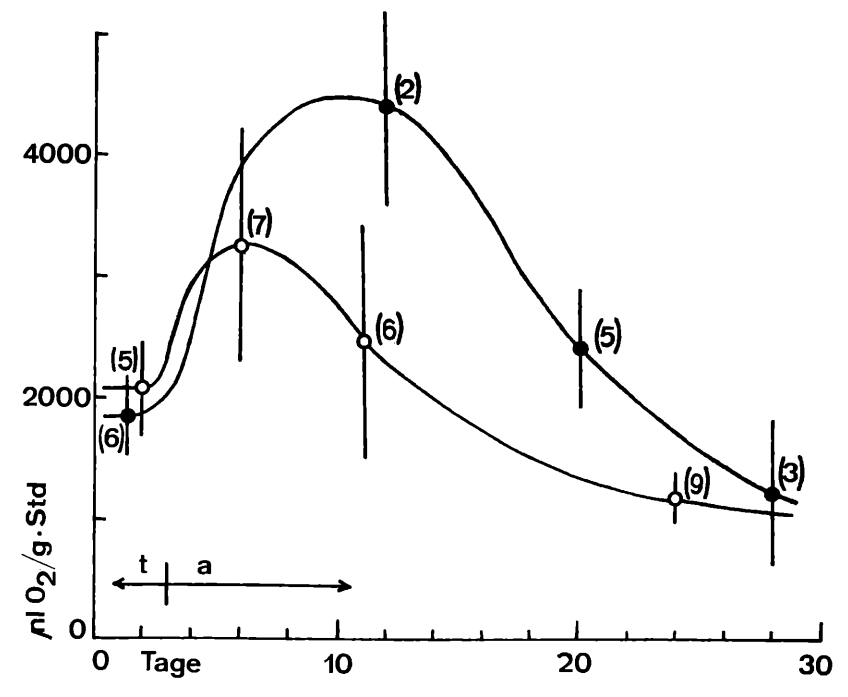


Abb. 1: In vitro-Atmung von Mitteldarmdrüsen-Schnitten von *Eobania vermiculata* (offene Kreise) und *H. aspersa* (volle Kreise) nach 5 bzw. 4 Monaten Trockenschlaf (t) und während einer 4wöchigen Fütterungsperiode (a). Die Punkte geben jeweils Mittelwerte wider (in Klammer die Zahl der Versuche); die Standardabweichung ist als vertikale Linie eingezeichnet. Umgezeichnet aus NOPP und FARAHAT (1967).

Temperatursenkung — s. S. 5) aus, nehmen anfangs intensiv Wasser und Futter auf und setzen diese Tätigkeit mehrere Tage lang fort, wobei die Nahrungsaufnahme oft bevorzugt zur Nachtzeit erfolgt und die Tage zurückgezogen im Gehäuse verbracht werden. Nach Gesamt- und Gewebestoffwechsel sind solche Ruheperioden, obwohl äußerlich schlecht davon zu unterscheiden, nicht als Trokkenschlaf anzusprechen. Während dieser mehrtägigen, wenn auch von Ruhepausen unterbrochenen, Fraßperioden läuft eine Serie von Sekretionszyklen des Verdauungstraktes ab, deren Zahl und Phasenlänge vermutlich von Art, Alter, Jahreszeit und äußeren Bedingungen (Trockenheit, Temperatur) abhängt. Adulte Individuen xerophiler Arten neigen nach meinen Beobachtungen jedenfalls nach einigen Tagen der Nahrungsaufnahme in der beschriebenen Weise stark dazu, freiwillig wieder in Trockenschlaf zu verfallen, jedenfalls dann, wenn die äußeren Bedingungen nur einigermaßen danach sind. So gehen nur in den ersten Tagen einer Fütterungsperiode wirklich die Mehrzahl der Individuen eines Behälters ans Futter, schon nach wenigen Tagen sinkt der Prozentsatz der aktiven Tiere trotz fortgesetzter abendlicher Fütterung und Befeuchtung signifikant ab. Die Ähnlichkeit dieser Aktivitätszyklen mit der von Howes and Wells gefundenen Aktivitäts- und Gewichtsperiodik von *H. pomatia* ist bestechend (s. S. 47). Es sieht also so aus, als verfielen die Tiere nach Ablauf einer aus mehreren Sekretionszyklen bestehenden Aktivitätsperiode spontan in Trockenschlaf oder als liefe die Verdauung zu Ende und der Kot bliebe im Darm, wenn die äußeren Umstände (Trockenheit, Temperatur) einen frühzeitigen Rückzug ins Gehäuse und die Ausbildung von Verschlußhäuten vor dem endogen vorgesehenen Ende der Aktivitätsperiode erzwingen. Die zunächst erstaunliche Möglichkeit, fast jederzeit eine Unterbrechung der Aktivität zu erzwingen, erscheint in neuem Licht, wenn die Verdauung und Resorption sozusagen normalerweise von einem stationären Zustand über einen Aktivitätsgipfel wieder dem Ausgangszustand zustrebt.

Was zur Steuerung der Sekretions- und der Aktivitätszyklen bekannt ist, läßt sich mit wenigen Sätzen darlegen: Amputation der Augententakel führt bei *Helix aspersa* unter anderem zu Veränderungen in der Mitteldarmdrüse, z. B. einer Degeneration der Ca-Zellen (Sanchez und Sablier 1962, zit. nach Meenakshi und Scheer 1969 und Kuhlmann und Nolte 1967). In Anbetracht der monophasischen Sekretion der Ca-Zellen könnte dies bedeuten, daß die Amputation die Ausschüttung dieser Zellen und damit ihre natürliche Degeneration ausgelöst oder den Ersatz der abgestoßenen Zellen verhindert hat. Bei *Eobania vermiculata* führte Amputation

der Augententakel zu bestimmten Jahreszeiten zu einer signifikanten Erniedrigung des in vitro-Sauerstoffverbrauchs von Mitteldarmdrüsenschnitten, also auch zu einem Eingriff in den Stoffwechsel dieses Organs (NOPP 1971 und unpubl.). Da von KRIJGSMAN (1929) und THIELE (1953) die Kontraktionen des Verdauungstraktes, besonders der Mitteldarmdrüse, während der Nahrungsaufnahme als auslösender Reiz für den Start des ersten Sekretionszyklus in Erwägung gezogen wurden, sei noch erwähnt, daß von ROACH (1968) bei *Arion ater* ein Einfluß des Zentralnervensystems auf die rhythmischen Kontraktionen des Verdauungstraktes aufgezeigt werden konnte.

Speicherung

Läßt man die Angaben über angeblich jahrzehntelangen Trockenschlaf einzelner Arten als vorläufig ungenügend bewiesen beiseite (COMFORT 1957), so werfen schon jene Fälle, wo ein vier- bis siebenjähriger Trockenschlaf sicher belegt werden konnte, neben der gewiß primären Frage nach der Reduktion des Wasserverlustes doch auch die Frage nach der Ökonomie der Reservesubstanzen auf. Zur Illustration sei eine einfache Berechnung angeführt: Der indische Prosobranchier *Pila virens*, der die sommerliche und winterliche Trockenzeit aestivierend im ausgetrockneten Schlamm verbringt, käme bei normaler Atmung (Ruhestoffwechsel des nicht aestivierenden Tieres) mit seinen 24 mg/g Glykogenvorräten rund 20 Stunden aus. Da er aber im Experiment wenigstens 6 Monate anaerob zu aestivieren vermag, ist der Schluß auf eine scharfe Kontrolle des Stoffwechsels zwingend (MEENAKSHI 1958). Die Ökonomie der Energievorräte erweist sich also hauptsächlich als Frage der Stoffwechselkontrolle und wird im nächsten Abschnitt zu behandeln sein; daneben interessieren natürlich auch die Reservestoffe selbst.

Während bei Muscheln und marinen Prosobranchiern Fette als Reservesubstanzen z. B. zur Fortpflanzungszeit eine gewisse Rolle spielen (GODDARD und MARTIN 1966, STICKLE und DUERR 1970), erwies sich der Stoffwechsel und besonders der Hungerstoffwechsel der Pulmonaten als weitgehend kohlenhydratorientiert (Basommatophora: BRAND, BAERNSTEIN und MEHLMANN 1950, SHERBET und LAKSHMI 1964, EMERSON 1967; Stylommatophora: BIEDERMANN und MORITZ 1899, v. BRAND 1931, THIELE 1959); Ähnliches gilt von aestivierenden Prosobranchiern (Pila: MEENAKSHI 1956, 1958). An zweiter Stelle der Energiequellen werden teils Lipide (mehrfach für *Helix pomatia*), teils Proteine angegeben: Bei

Planorbis corneus z. B. betrug nach 58tägigem Fasten die Abnahme der Polysaccharide 95%, der Proteine 49% und der Lipide 22% (EMERSON 1967). Es ist zu beachten, daß unter „Hungerstoffwechsel“ teils der Stoffwechsel aestivierender oder winterschlafender Individuen gemeint ist (was auf die meisten derartigen Untersuchungen an Pulmonaten zutrifft), teils auch von Individuen, die feucht oder im Wasser gehalten wurden (häufig bei Prosobranchiern und Basommatophoren); es ist den Arbeiten nicht immer zu entnehmen, welche der beiden Möglichkeiten gemeint ist. Eine Ausnahme in der obigen Aufstellung bildet die Wüstenschnecke Sphincterochila boissieri (*Helicidae*), deren Lipid- und Glykogenwerte niedrig sind und kaum einen Jahresgang aufweisen, und die während ihres normalerweise achtmonatigen Trockenschlafs hauptsächlich Protein abzubauen scheint, allerdings auch dies außerordentlich reduziert (SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971).

Als Polysaccharide mit Speicherfunktion kommen bei Pulmonaten in erster Linie Glykogen, daneben aber noch ein zweites, nämlich Galaktogen, vor (s. GOUDSMIT 1972). Galaktogen wurde von HAMMARSTEN (1885, zit. nach HYMAN 1967) entdeckt und von MAY (1933) identifiziert und benannt; es kommt ausschließlich in der Eiweißdrüse, den Eiern und Jungtieren in der ersten Zeit der Entwicklung vor (MAY 1934a, b, BALDWIN und BELL 1938, WEINLAND 1953, HORSTMANN 1956, MCMAHON und Mitarb. 1957, HORSTMANN 1965, SCHMIDT 1966, BAYNE 1967, HUNGER und HORSTMANN 1968), während Glykogen im übrigen Körper, besonders in der Mitteldarmdrüse und im Fuß vorkommt (MAY 1934a, b). Eine Ausnahme bildet bisher *Australorbis glabratus*, wo geringe Glykogenmengen auch in der Eiweißdrüse nachgewiesen wurden, die aber in den Eiern nicht auftreten und nur als Reservestoffe der Drüse dienen dürften (MCMAHON und Mitarb. 1957).

Galaktogen besteht aus Galaktose-Bausteinen und wird aus Glykogen bzw. Glucose über Glucose-6-Phosphat, Glucose-1-Phosphat, Uridindiphosphat-Glucose und Uridindiphosphat-Galactose synthetisiert (HORSTMANN 1965, SAWICKA und CHOJNACKI 1968). Im Jungtier wird es bald mittels Galaktosidase abgebaut und verbraucht (HUNGER und HORSTMANN 1968); es stellt einen Energievorrat für die Eier bzw. Jungtiere dar. Warum die Pulmonaten neben Glykogen dieses zweite Polysaccharid in der Eiweißdrüse synthetisieren, versucht MAY (1934b) so zu beantworten, daß bei *H. pomatia* während einer Hungerperiode unmittelbar nach dem Aufwachen aus dem Winterschlaf zunächst die Glykogenvorräte angegriffen werden und gleichsam erst als äußerste Reserve das Galaktogen für den Betriebsstoffwechsel abgebaut wird.

Entsprechend seiner Funktion als Reservesubstanz für die Eier nimmt bei *H. pomatia* der Galaktogengehalt der Eiweißdrüse nach dem Aufwachen aus dem Winterschlaf durch Umwandlung aus Glykogen gewaltig zu und macht vor der Eiablage ungefähr 85% der gesamten Polysaccharide der Schnecke aus. Nach der Eiablage beträgt der Galaktogengehalt nur mehr 20% der totalen Polysaccharide (May 1934a; ähnliche Angaben über *H. pomatia* bei Jeźewská und Sawicka 1968). Die Eiweißdrüse selbst macht entsprechende Veränderungen durch, sie ist vor der Eiablage groß und milchigweiß und im Winter winzig klein und orange (Krahelska 1913). Der Glykogengehalt von *H. pomatia* steigt im Verlauf des Sommers an, erreicht im Herbst vor der Eindeckelung sein Maximum, nimmt während des Winterschlafs ab und erfährt nach dem Aufwachen aus dem Winterschlaf durch die Umwandlung in Galaktogen noch einmal eine starke Verminderung (Brand 1931, May 1934a, Thiele 1953). Ein ähnlicher Jahresgang wurde von Marques und Pereira (1970) für die Mitteldarmdrüse von *Strophocheilus oblongus* beschrieben.

Die saisonellen Veränderungen der Größe der Eiweißdrüse und der Galaktogensynthese stehen unter dem Einfluß eines Hormons der Augententakel: Bei *Ariolimax columbianus* nimmt nach Amputation der Augententakel die Größe der Eiweißdrüse und die Galaktogensynthese zu, der Einbau von ^{14}C-Glucose wird verstärkt; Injektion von Tentakelextrakt in die amputierten Tiere unterdrückt die Wirkung der Amputation (Meenakshi und Scheer 1969). Ähnlich führt Tentakelamputation bei *Eobania vermiculata* zu einer bestimmten Jahreszeit zu Vergrößerung der Eiweißdrüse (und vermutlich zu vermehrter Galaktogensynthese) (Nopp 1971b). Das Hormon könnte direkt auf die Eiweißdrüse einwirken oder etwa auf dem Umweg über eine Beeinflussung der Gonadenreife, da das Wachstum der Eiweißdrüse von der Gonade gesteuert werden dürfte (Abeloos 1943, Laviolette 1950; gegenteilige Befunde Goddard 1960). Für letztere Version würden die Ergebnisse von Kothbauer, Nopp und Schenkel-Brunner (1972) sprechen, daß die Eiablage von *H. pomatia* in einem bestimmten Reifezustand durch Tentakelamputation beschleunigt werden kann.

Der Jahresgang der Größe und des Galaktogengehalts der Eiweißdrüse, wie er auf der vorigen Seite dargestellt wurde und in histologischen Arbeiten auch mehrfach angegeben wird, gilt nur für die Mittelwerte jeweils einer größeren Anzahl von Versuchstieren. Bei stoffwechselphysiologischen Untersuchungen an *Eobania vermiculata* und *Helix aspersa* in den Jahren 1969—1972 wurde an etwa 300 Tieren auch jeweils das Trockengewicht der Eiweißdrüse fest-

gestellt; die Tiere stammten teils direkt aus dem Freiland, teils waren sie unter annähernder Imitation der Licht- und Temperaturverhältnisse der jeweiligen Jahreszeit im Laboratorium gehalten worden. Es stellte sich heraus, daß zu jeder Jahreszeit alle Größen und Entwicklungszustände von Eiweißdrüsen bei erwachsenen Schnecken vorkommen (Trockengewichte bei *Helix aspersa* zwischen einigen mg und 450 mg) (NOPP unpubl.). Könnte man hier noch die teilweise Laboratoriumshaltung als Einwand gelten lassen, so fällt dies bei der Arbeit von KOTHBAUER (1972) über die Größe der Eiweißdrüse von *H. pomatia* weg: 14—20 Tiere wurden ungefähr monatlich direkt aus dem Freiland bzw. aus einem Garten aufgesammelt und sofort untersucht. Die Mittelwerte zeigten den erwarteten Jahresgang, es wurden aber „winterliche" Eiweißdrüsen im Sommer und relativ große und gelbe Eiweißdrüsen bei winterschlafenden Tieren gefunden. Von 55 eingedeckelten Tieren hatten nur vier die erwarteten „winterlichen", bräunlichen und kleinen Eiweißdrüsen. Wenigstens die drei genannten Helicidenarten scheinen also den ganzen Sommer über, wenn günstige Witterung es zuläßt, Galaktogen anzureichern und können offenbar dann jederzeit bei eintretendem Trocken- oder Winterschlaf den status quo der Eiweißdrüse „einfrieren". Einigermaßen einheitliche, kleine Eiweißdrüsen konnten bei *Eobania vermiculata* experimentell nur in Extrembehandlung erzielt werden, z. B. Trockenschlaf bei 20° C von November bis Mai (NOPP unpubl.).

Kreislauf und Atmung

Wie schon im Abschnitt über die Speicherung von Reservesubstanzen gezeigt wurde, muß der Stoffwechsel aestivierender Landschnecken auch gegenüber dem niedrigsten Stoffwechsel hungernder, aber nicht trockenschlafender Tiere stark reduziert sein, wobei das Ausmaß der Reduktion mit der maximal ertragenen Trockenschlafdauer korreliert sein muß (und erwiesenermaßen auch ist, s. u.). Dementsprechend gibt es ungefähr so lange, als der Sauerstoffverbrauch von Gastropoden gemessen wurde, auch Angaben über Unterschiede des Sauerstoffverbrauchs zwischen „aktiven" und „inaktiven" Individuen (z. B. BELLION 1909, *H. pomatia* 7:1; SCHUURMANS-STEKHOVEN 1922, *H. pomatia* 3:1, winterschlafend 4:1; KLEKOWSKI 1959, *Coretus corneus* 3:1 bis 5:1; COLES 1968, *Pila ovata* 6:1). In dieser Auswahl wurde absichtlich auch eine aestivierende Basommatophore (*Coretus*) und eine aestivierende Ampullariidae (*Pila*) genannt; ausnahmsweise seien auch einige Zahlen angeführt, um eine konkretere Vorstellung zu geben: *Helix pomatia*, aktiv und fressend (15°) 20—30 μl/g·Std., ins Gehäuse

zurückgezogen (15^0) 10—20 µl/g·Std., winterschlafend (4^0) 2—3 µl/g·Std., (—2^0) 0,2 bis 0,9 µl/g·Std. (FISCHER 1931). Das Ausmaß der experimentell ermittelten Reduktion hängt unter anderem stark davon ab, welches Ausgangsniveau zum Vergleich gewählt wird, nämlich das kriechender oder ruhig ausgestreckt sitzender, gefütterter oder hungernder Tiere (BLAZKA 1955, NOPP 1965). BLAZKA (1955) ermittelte an *H. pomatia*, daß der Abfall des Sauerstoffverbrauchs viel flacher verläuft und ein wesentlich höheres Niveau hält, wenn die Tiere in feuchtem Milieu hungern, immer wieder auskriechen und sich nur jeweils für Stunden ins Gehäuse zurückziehen, als wenn sie bei Trockenheit richtig in Trockenschlaf verfallen können (was das Natürlichere ist). Doch auch im Trockenschlaf hält sich der Sauerstoffverbrauch nicht bei allen Arten auf einer bestimmten Höhe, so daß es bei Landschnecken ziemlich sinnlos ist, ohne erklärende Angaben von einem „basalen" Stoffwechsel zu sprechen.

Auch wenn sich die Tiere ins Gehäuse zurückgezogen haben und Verschlußhäute auszubilden beginnen, kann es noch eine Woche und länger dauern, bis ungefähr das Trockenschlafniveau erreicht ist (NOPP 1965, 1971a). Diese Übergangsphase (Abb. 2) ist übrigens, wie vorwegnehmend angeführt sei, auch durch einen gegenüber dem

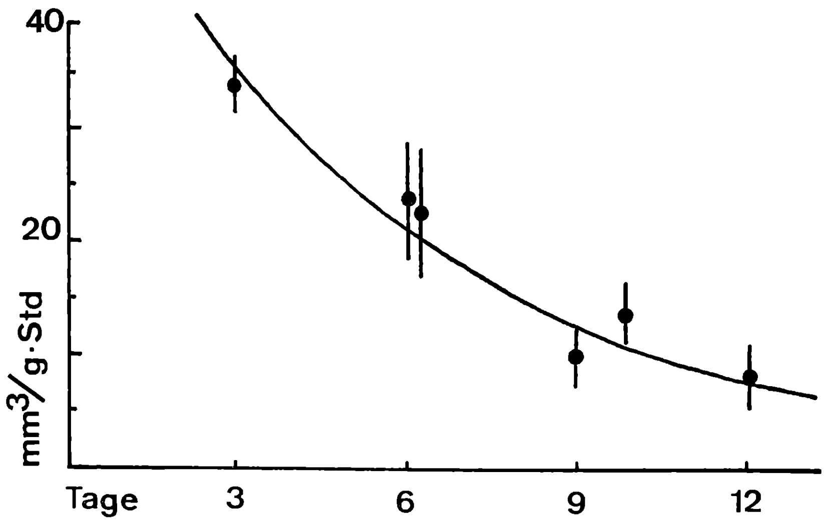


Abb. 2: Abnahme des Sauerstoffverbrauchs während der ersten Tage des Trockenschlafs von *Helicigona* (*Cingulifera*) *käufeli* KNIPPER. µl O_2/g·Std. gegen Zeit aufgetragen; Mittelwerte ± Standardabweichung (N=5). Aus NOPP (1971a).

Trockenschlaf noch deutlich erhöhten Wasserverlust gekennzeichnet, so daß es nicht wundernimmt, daß verschiedentlich eine Parallelität zwischen Gewebehydratation und Stoffwechselhöhe gefunden wurde (FISCHER 1931, *H. pomatia*; KLEKOWSKI 1959, *Coretus corneus*).

Der Abfall der Aktivität zum Trockenschlafniveau ließ sich nicht nur an der Ganztieratmung, sondern auch an verschiedenen Teilfunktionen in unterschiedlichem Ausmaß feststellen, z. B. an Mitteldarmdrüsenhomogenat (*H. pomatia*, REES 1953), Fußmuskelschnitten (*Pila ovata*, COLES 1969), Succinatdehydrogenase (*Pila globosa*, RAGHUPATHIRAMIREDDA 1966; *Levantina hierosolyma*, ECKSTEIN und ABRAHAM 1959), was GODDARD und MARTIN (1966) zu dem Kommentar veranlaßt: „it appears that estivation is associated with a profound depression of the tricarboxylic cycle". Ebenso sind die äußere Atmung (NOPP 1971a; auch früher schon bekannt — KÜNKEL 1916, KÜHNELT 1932 u. a.) und die Herzschlagrate im Trockenschlaf deutlich gesenkt (SPORLEDER 1862, zit. bei LANG 1910; NOPP 1971a); ob allerdings die Korrelation zwischen Atmung und Kreislauf (JULLIEN und RIPPLINGER 1953, v. BRAND und MEHLMANN 1953) im Trockenschlaf streng gilt oder bis zu welchem Ausmaß dies der Fall ist, wird gegenwärtig erst untersucht (KRATOCHWIL, mündl.).

Durch die schon in der Einleitung erwähnte Tatsache, daß trockenschlafende Schnecken auf verschiedene Störungen recht empfindlich reagieren, ohne daß äußerlich am Tier Bewegungen o. ä. zu erkennen wären, dürften die Mehrzahl der am trockenschlafenden Ganztier gemessenen Parameter zu hohe Werte angeben: Relativ geringfügige Erschütterungen z. B. führen zu einer vorübergehenden Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs (COLES 1968, *Pila ovata*; SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971, *Sphincterochila boissieri*), des Wasserverlustes (MACHIN 1965, *H. aspersa*) und der Herzschlagrate (NOPP 1965, *Eobania vermiculata*, *H. aspersa*). Auch das Ein- oder Ausschalten des Lichtes kann den Sauerstoffverbrauch (KRATOCHWIL mündl., *Eobania*) und die ionale Zusammensetzung des Blutes (MEINCKE 1972, eingedeckelte (!) *H. pomatia*) verändern, ohne daß man sogleich entscheiden könnte, ob dies „normal" oder ein Artefakt sei. Jedenfalls warnen die zuerst angeführten Beispiele eindringlich davor, angesichts der fast mit allen Messungen verbundenen Manipulationen die erhaltenen Trockenschlafwerte unbesehen für die unter natürlichen Umständen niedrigstmöglichen zu halten (s. u.).

Läßt man die Versuchstiere mehrere Tage in den Respirometern, so läßt sich bei möglichst störungsfreiem Ablesen ein Fluktuieren des Sauerstoffverbrauchs feststellen, dessen Perioden-

länge mit dem Aufenthalt im Respirometer und mit der Dauer des Trockenschlafs zunimmt (NOPP 1971a, *Helix aspersa*; Angaben über Fluktuationen des QO_2 auch bei trockenschlafenden *H. pomatia* — KERKUT und LAVERACK 1957). Da auch die äußere Atmung (die Bewegung des Pneumostoms) und die Herzschlagrate bei möglichsten störungsfreier Untersuchung Perioden in der Größenordnung von Stunden bis Tagen erkennen ließen, lag die Vermutung einer gleichzeitigen Diskontinuität von äußerer Atmung, Kreislauf und Sauerstoffverbrauch nahe. An der extrem xerophilen Wüstenschnecke *Sphincterochila boissieri* konnten SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. (1971) bei fortlaufender Messung über 3—4 Monate exakt nachweisen, daß der Sauerstoffverbrauch tatsächlich diskontinuierlich verläuft. Während Phasen von der Größenordnung einiger Tage liegt der Sauerstoffverbrauch praktisch unter der Empfindlichkeitsgrenze der verwendeten Respirometer, daran schließen sich „Ausbrüche" erhöhter Atmung mit 30—40 µl O_2/Std. für die Dauer mehrerer Stunden bis Tage. Der mittlere, so gemessene Sauerstoffverbrauch betrug bei 15° C Meßtemperatur unter 5 µl/Std., meist für mehrere

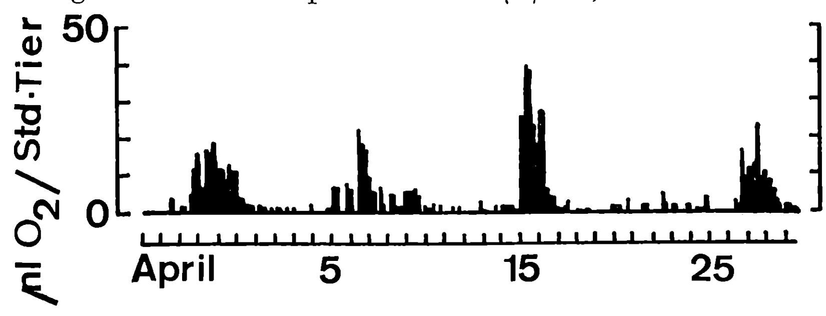


Abb. 3: Sauerstoffverbrauch einer *Sphincterochila boissieri* im Verlauf von 4 Wochen; Meßtemperatur 15° C, Dauerlicht. Aus SCHMIDT-NIELSEN und Mitarbeiter (1971).

Tage sogar unter 1 µl/Std., womit sich berechnen läßt, daß diese Art mit den vorhandenen Reservestoffen leicht vier Jahre oder länger ästivieren kann (wobei die genannten Werte aus den oben angeführten Gründen immer noch zu hoch sind!). Mit Hilfe selbstregistrierender Respirometer, die den verbrauchten Sauerstoff im Versuchsgefäß ersetzen und wochenlange Messungen mit geringen Manipulationen erlauben, konnte KRATOCHWIL (mündl.) an *Eobania vermiculata* und *Cernuella variabilis* die Ergebnisse an *Sphincterochila boissieri* bestätigen; auch diese beiden Arten atmen tagelang praktisch nicht, um dann einige Stunden lang „durchzuatmen". Diese Messungen wurden naturgemäß bei konstanter Temperatur aus-

geführt und es bleibt die Frage offen, wie die Atmungsperiodik bei natürlicher Tagesschwankung, die in ariden Gebieten beträchtlich zu sein pflegt, verläuft und ob dann die Phasen intensiver Atmung nicht in die Nachtstunden fallen, was aus Gründen der Wasserökonomie (höhere Luftfeuchtigkeit!) zweckmäßig erschiene. Schmidt-Nielsen und Mitarb. (1971) maßen eine Gruppe von 50 Tieren auch bei täglicher Temperaturschwankung zwischen 15^0 und 35^0 C; es ergaben sich ziemlich hohe Werte bei 35^0 (15,63 μl/Std. · Schnecke) und niedrige bei 15^0 C (2,62 μl/Std. · Schnecke), das Mittel liegt aber so hoch, daß man an störende Aktivierung beim Temperaturwechsel wird denken müssen.

An der äußeren Atmung läßt sich methodisch relativ einfach feststellen, daß bei längerem Trockenschlaf das Pneumostom tatsächlich stundenlang geschlossen bleibt (Nopp 1971a), die Herzschlagrate läßt sich schwieriger beurteilen, weil die Bewegungen des Herzens bei optischer Registrierung nur bis zu einer gewissen unteren Grenze der Frequenz wahrnehmbar sind (s. S. 31 — Temperaturabhängigkeit). Eine alte Literaturangabe (Sporleder 1862, zit. bei Lang 1910) besagt, daß bei *Pomatias elegans* nach einigen Monaten Trockenschlaf kein Herzschlag mehr zu erkennen war (was im Lichte obiger Ausführungen nicht ausschließt, daß auch der Kreislauf alle paar Tage für einige Stunden aktiviert wird). Ziemlich sicher kann man jedoch behaupten, daß schon in den relativ frühen Stadien des Trockenschlafs die strenge Kopplung zwischen Atmung und Herzschlagrate, nämlich Beschleunigung des Herzens beim Einatmen und Verzögerung vor dem Ausatmen (Ysseling 1931, Meng 1962) gemildert wird, wohl, weil die Ventilationsatmung (Maas 1939) in zunehmendem Maß durch Diffusionsatmung ersetzt wird.

Fragt man nun, wie diese Reduktion des Sauerstoffverbrauchs erzielt wird bzw. wo die Steuerung angreift, so dürfte einer zentralen Regulation der äußeren Atmung und des Kreislaufs eine ziemlich bedeutende Rolle zukommen, denn trotz der aus S. 19 beschriebenen und auch in anderen Arbeiten beobachteten Änderungen auf Gewebe- oder Zellniveau (Nopp 1967a, b u. a.) ist die in vitro-Gewebeatmung fast immer so hoch, daß die summierte Gewebeatmung die niedrigen Werte der Trockenschlafganztieratmung bei weitem übertrifft (vgl. z. B. Kerkut und Laverack 1957). Bei der (hygrophileren) *Arianta arbustorum* kommen Wieser und Mitarb. (1970) nach eingehender Untersuchung der Ganztier- und Gewebeatmung ebenfalls zu dem Schluß, daß die Gesamtatmung einer starken zentralen Steuerung unterliege, die nicht unmittelbar auf cellulärem und subcellulärem Niveau nachweisbar sei.

Wenn es tatsächlich so ist, daß jene Phasen des Trockenschlafs, wo die Tiere stunden- oder tagelang praktisch keinen Sauerstoffverbrauch zeigen, in der Weise zustande kommen, daß sie eben das Pneumostom geschlossen und den Kreislauf gedrosselt halten (ähnlich wie eine aus dem Wasser gehobene Muschel die Schalenklappen fest verschließt — s. u.), so ist der Schluß auf eine zeitweilige Anaerobiose unter diesen Umständen ziemlich zwingend; die gelegentlichen „Ausbrüche" erhöhter Atmung stellten sozusagen eine Art Erholungsatmung dar, während welcher angehäufte Zwischenprodukte abgebaut würden. In der Tat werden schon seit langem Vermutungen betreffend eine zeitweilige Anaerobiose trockenschlafender Landschnecken geäußert; so hält HESSE (1910) „Spaltungen" beim „Hungerstoffwechsel" (Trockenschlaf) für wichtig und erwägt die Möglichkeit, daß *H. pomatia* dabei einige Tage anaerob lebt und dann eine Erholungsatmung einsetzt; WOLVEKAMP und KERSTEN (1934) sprechen im Zusammenhang mit der Hämocyaninfunktion von *H. pomatia* von der Möglichkeit anoxybiontischen Stoffwechsels im Winterschlaf; DEXHEIMER (1951) vermutet angesichts ihrer Ergebnisse, nämlich daß der Calcium-Gehalt des Blutes trockenschlafender *H. pomatia* von 33 auf 71 mg% ansteigt, Schalenkalk werde zur Pufferung der beim Hungerstoffwechsel auftretenden Säuren gelöst; ebenso schreibt TILGNER-PETER (1958), das locker an Eiweiß gebundene und das ionisierte Ca des Blutes von *H. pomatia* nehme während Trockenperioden zu, da es zur Pufferung der im intermediären Stoffwechsel anfallenden sauren Substanzen diene; Ähnliches bei SOROKINA und ZELENSKAYA (1967, zit. nach BURTON 1970) und BURTON (1970), s. auch GODDARD und MARTIN (1966): „The term ‚estivation' does not necessarily imploy anaerobiosis, but the problem of water conservation is so difficult for some estivators that anaerobiosis is superimposed."

Bei der Beurteilung dieser Problematik ist es vielleicht zweckmäßig, zuerst die von MITCHELL (1912) untersuchten Verhältnisse vorübergehender Anaerobiose bei Muscheln genauer darzustellen und dann Punkt für Punkt mit dem bei trockenschlafenden Schnecken Bekannten zu vergleichen. Eine Reihe von Muschelarten, besonders solche der Gezeitenzone, verschließen, wenn sie nicht mehr von Wasser bedeckt sind, ihre Schalenklappen als Verdunstungsschutz ganz dicht und leben einige Zeit anaerob (auf die Ähnlichkeit der Probleme von Atmung, Temperatur und Exkretion bei Gezeitenmollusken und aestivierenden Schnecken verweist schon NEWELL 1964). *Venus* (*Mercenaria*) *mercenaria*, *Ostrea virginica* und *Elliptio complanatus* ertragen diesen Zustand bei Raumtemperatur ungefähr zwei Wochen (DUGAL 1939), *Anodonta* bei 15°C eine, bei 0°C vier

Wochen (DOTTERWEICH und ELSSNER 1935). Der Sauerstoffgehalt der extrapallialen Flüssigkeit nimmt rasch ab, der Gehalt an Ca, CO_2 und einer organischen Säure in der extrapallialen Flüssigkeit, den Körperflüssigkeiten und Geweben nimmt zu (COLLIP 1920, 1921, DOTTERWEICH und ELSSNER 1935, DUGAL 1939, CRENSHAW und NEFF 1969). Bei der organischen Säure, die durch den anaeroben Stoffwechsel entsteht, handelt es sich nach CRENSHAW und NEFF 1969; *Mercenaria*) und CHEN und AWAPARA (1969a; *Rangia cuneata*) um Bernsteinsäure; diese wird durch Lösung des Schalenkalkes neutralisiert. Durch den Nachweis von Ätzspuren an der Innenseite der Schalen (KÜHNELT 1938) und mit Hilfe von ^{45}Ca (REDICK 1955) wurde die Herkunft des Ca aus der Schale gesichert. Der p_H-Wert verschiebt sich durch diese Pufferung nur wenig (bei *Mercenaria* in der Extrapallialflüssigkeit nach CRENSHAW and NEFF 1969 von max. 7,59 bis 6,91).

Werden die Muscheln wieder ins Wasser gebracht, so ist eine deutliche Erholungsatmung beobachtbar (MITCHELL 1912, *Auster*; COLLIP 1921, VAN DAM 1935, *Mya arenaria*). Der wahrscheinlichste Weg des Abbaus von Glucose zu Succinat führt durch Karboxylierung des Phosphoenolpyruvats zum Oxalacetat (1), durch Reduktion des Oxalacetats zu Malat (2) und nach Umwandlung des Malats in Fumarat (3) durch Reduktion des Fumarats zum Succinat (4) (CHEN und AWAPARA 1969a, b; *Rangia cuneata*):

$$\mathrm{PEP} \underset{(1)}{\overset{CO_2}{\rightleftharpoons}} \mathrm{OAA} \underset{(2)}{\overset{NADH}{\rightleftharpoons}} \mathrm{MAL} \underset{(3)}{\rightleftharpoons} \mathrm{FUM} \underset{(4)}{\overset{NADH}{\rightleftharpoons}} \mathrm{SUC}$$

In schematischer Darstellung gibt die Abb. 4 den Reaktionsverlauf wieder. Das den entscheidenden Schritt (1) katalysierende Enzym, die Phosphoenolpyruvatkarboxykinase (= PEP-carboxykinase) konnte bei einer Reihe von Bivalven nachgewiesen werden, wobei die Aktivität jene des entsprechenden Enzyms aus Ratten- und zum Teil sogar aus Hühnchenleber übertraf (SIMPSON und AWAPARA 1964); die Enzyme (2) bis (4) wurden ebenfalls gefunden (CHEN und AWAPARA 1969a). Malat-Enzym, das die Umwandlung von Pyruvat in Malat bewerkstelligen könnte (5), ließ sich von SIMPSON und AWAPARA (1964) unter neun untersuchten Arten nur ein einziges Mal nachweisen. Da bei der in Abb. 4 dargestellten Reaktionsfolge pro zwei Mol Oxalacetat vier Mol NADH oxydiert werden, beim Abbau der Glucose zum Phosphoenolpyruvat aber nur zwei Mol NADH pro Mol Glucose anfallen, wird nur aus der Hälfte des gebildeten Oxalacetats Succinat gebildet, die zweite Hälfte wird (vermutlich über Malat) in Pyruvat und in einer Transaminie-

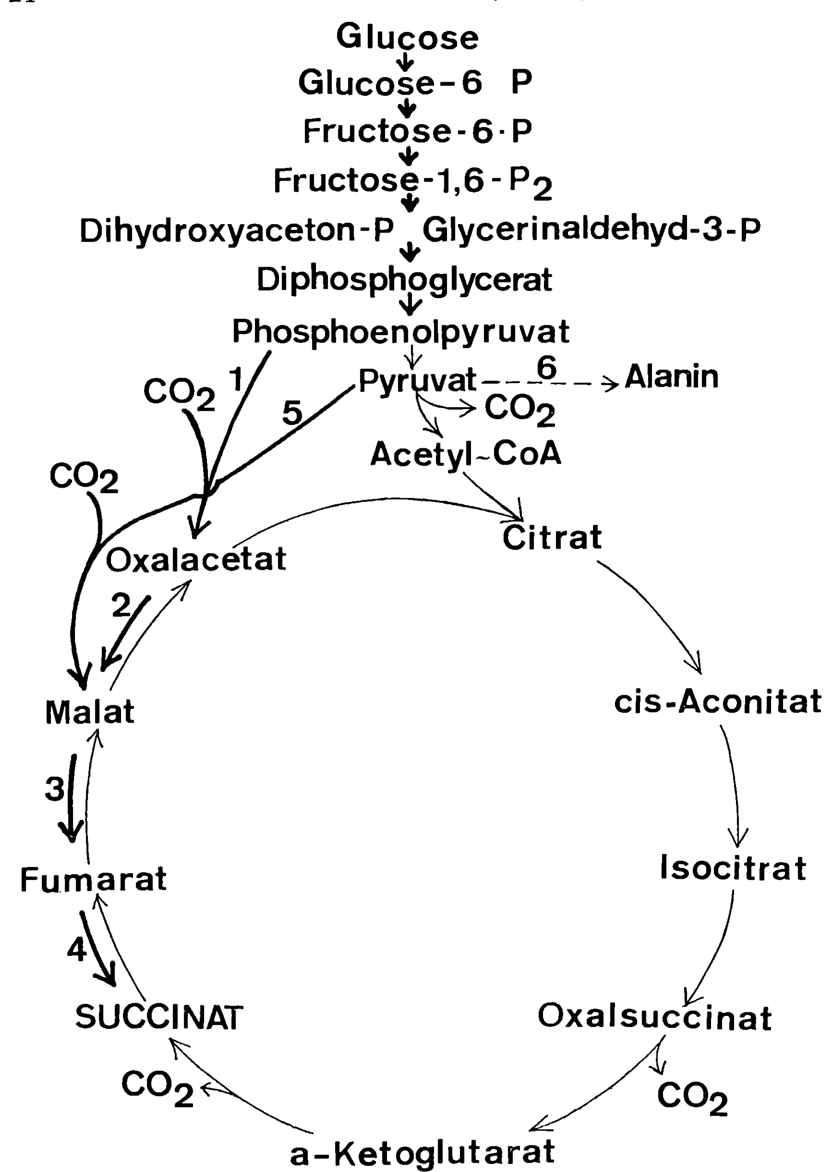


Abb. 4: Wahrscheinlicher Weg der Succinatbildung bei vorübergehend anaerob lebenden Muscheln; Erläuterungen im Text. Nach GODDARD und MARTIN (1966), CHEN und AWAPARA (1969), v. BRAND (1972) und GILLES (1972).

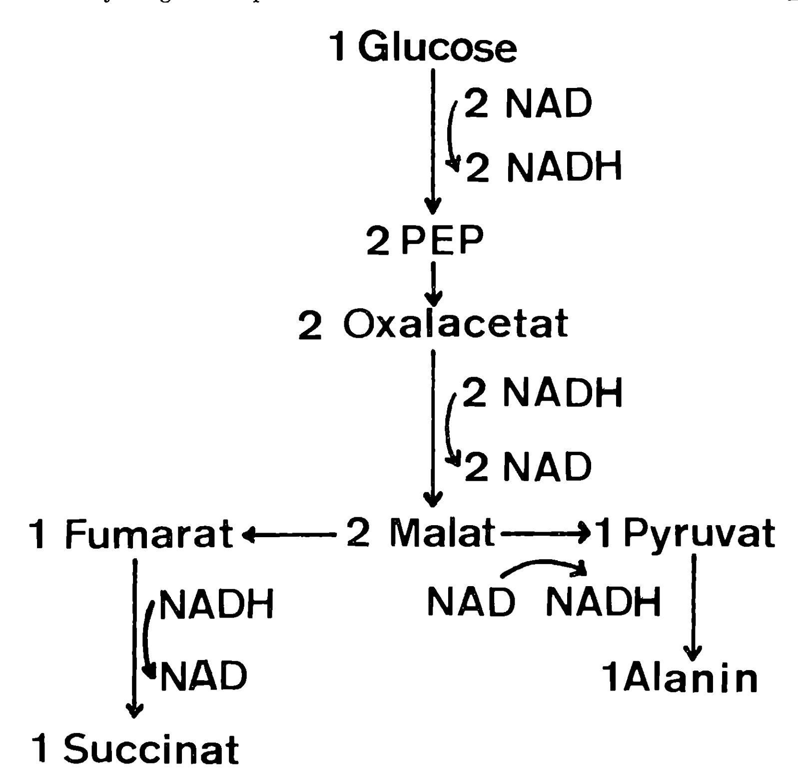


Abb. 5: NAD-NADH-Bilanz beim anaeroben Glucose-Abbau zu Succinat und Alanin. Einzelheiten im Text. Nach GILLES (1972), etwas verändert.

rungsreaktion weiter in Alanin umgewandelt (6). GILLES (1970, zit. nach GILLES 1972) behandelt ausführlicher die Frage, warum das zum Alanin führende Pyruvat wahrscheinlich nicht direkt aus PEP, sondern auf dem Umweg über Malat entsteht. Die Anhäufung von Alanin konnte bei *Rangia* (CHEN und AWAPARA 1969b) und *Mya arenaria* (DUPAUL und WEBB 1971) nachgewiesen werden. Die Abb. 5 veranschaulicht die eben beschriebene NAD-NADH-Bilanz.

Das zur Pufferung der Bernsteinsäure aus der Schale gelöste Ca steigt während der Anaerobiose stärker an als das in gleicher Menge gelöste CO_2, weil letzteres gleich zur Karboxylierung des Phosphoenolpyruvats verwendet wird (CRENSHAW und NEFF 1969).

Versucht man jetzt diese knappe Darstellung unseres gesicherten Wissens über die Anaerobiose bei Muscheln mit dem zu vergleichen, was diesbezüglich über aestivierende Gehäuseschnecken bekannt ist, so muß man sich zunächst zwei einfache Überlegungen vergegen-

wärtigen: Erstens kann nach der auf S. 20 beschriebenen Diskontinuität der Trockenschlafatmung eine allfällige Anaerobiose eigentlich jeweils nur einige Tage dauern, vorausgesetzt, daß die „Atmungsphasen" tatsächlich als Erholungsatmung zu interpretieren sind (und zu einer vollständigen „Erholung" führen, was getrennt zu untersuchen ist); die Untersuchung von Ca, CO_2 oder organischen Säuren kann daher recht unterschiedliche Werte ergeben, je nachdem in welcher Phase das Individuum untersucht wird. Zweitens ist die Frage, ob während des Trockenschlafs zeitweise von aerobem Glucoseabbau auf anaeroben umgeschaltet wird, sauber von der Frage zu trennen, auf welche Weise die Reduktion des Trockenschlafstoffwechsels — des aeroben so gut wie eventuell des anaeroben — auf jenes niedrige Niveau erfolgt, welches monate- bis jahrelange Aestivation voraussetzt.

Erzwungene Anaerobiose (Aufenthalt in O_2-„freier" Atmosphäre, meist in N_2) wird von der indischen Ampullariidae *Pila virens* sechs Monate ertragen (MEENAKSHI 1956, 1958, 1964), von *Pila ovata* nur einige Tage (VISSER 1965, COLES 1968); *Littorina* kann nach PATANÉ (1955, zit. nach GILLES 1972) auch wochenlang in reinem N_2 überleben. Für andere (Süßwasser-)Prosobranchier und Basommatophora werden einige Stunden bis Tage angegeben (v. BRAND, BAERNSTEIN und MEHLMANN 1950, MEHLMANN und v. BRAND 1951, FRÜHLING mündl.), ebenso für Stylommatophoren (*Strophocheilus oblongus*, HAESER und DE JORGE 1971; *Helix aspersa*, FRÜHLING mündl.). Vor der Schilderung der besonders interessanten Befunde an *Pila virens* (MEENAKSHI 1956, 1958, 1964) muß vorausgeschickt werden, daß die beiden erstgenannten Arbeiten dieser Autorin nicht im Original beschaffbar waren und ihr Inhalt etwa einem Dutzend Sekundärzitaten (z. B. HYMAN 1967) entnommen ist. *Pila virens* erträgt zwei Jahre Aestivation; normalerweise aestiviert sie zweimal jährlich einige Monate im trockenen Schlamm, wobei die Mündung mit Operculum und Schleim verschlossen wird. Der O_2-Verbrauch liegt zu dieser Zeit unterhalb der Meßgrenze der verwendeten Respirometer. Im Experiment erträgt *Pila virens* trockenschlafend einen sechsmonatigen Aufenthalt in Stickstoffatmosphäre bei Anwesenheit von alkalischem Pyrogallol; dabei häuft sie Milchsäure in den Geweben an (Zunahme von 0,74 mg/g Frischgewicht auf 4,65 mg/g in sechs Monaten). Nach Beendigung des Trockenschlafs (Einlegen in Wasser) erreicht der Milchsäuregehalt nach einigen Tagen Erholungsatmung wieder den normalen Wert. Die Säurepufferung soll durch Ca-Lösung aus der Schale erfolgen. Da in Anaerobiose kein Pasteureffekt, sondern sparsamster Verbrauch der Reserven feststellbar ist, muß auf eine scharfe

Kontrolle auch des anaeroben Abbaus geschlossen werden. Wichtig ist noch, daß *P. virens* nur aestivierend so anaerobioseresistent zu sein scheint, in O_2-freiem Wasser dagegen bald stirbt: Dies ist bei der Beurteilung der oben angegebenen Anaerobiosetoleranz von Stylommatophoren zu beachten, da diese infolge der Erschütterungen usw. meist auskriechen, auch wenn sie trockenschlafend in die Versuchskammern gebracht werden.

Bei anderen Prosobranchiern und Basommatophoren, die auf ihre Anaerobioseresistenz geprüft wurden, ergaben sich (bei Raumtemperatur) einige Stunden bis Tage als maximale Anaerobiosedauer; danach tritt meist eine deutliche Erholungsatmung auf (Borden 1931, v. Brand und Mitarb. 1950, Mehlmann und v. Brand 1951, v. Brand und Mehlmann 1953; keine Erholungsatmung bei *Pl. corneus*: Füsser und Krüger 1951). Als organische Säuren sollen — je nach der getesteten Art — Milchsäure, Propionsäure, Essigsäure, bei *Coretus corneus* nach Frühling (mündl.) auch Bernsteinsäure angehäuft werden.

An Stylommatophoren scheinen außer den zwei auf der vorigen Seite genannten Arten kaum Untersuchungen über die Resistenz gegenüber erzwungener Anaerobiose durchgeführt worden zu sein, wenn man von jenen Angaben absieht, daß eingedeckelte *H. pomatia* bald den Winterdeckel abwerfen und auskriechen, wenn man den „Kalkfleck“ des Epiphragmas abdichtet oder den Behälter, in dem sich die Tiere befinden, luftdicht verschließt (s. Speeg und Campbell 1968, Picher 1972). Ob es sich tatsächlich um Anaerobiose handelt oder nur um eine extreme Drosselung der aeroben Atmung und ob die beobachtbaren Atmungsphasen als Erholungsatmung zu deuten sind oder nicht, kann daher vorläufig nur an Hand von Indizien beurteilt werden. Eine deutliche Zunahme des Ca im Blut trockenschlafender *H. pomatia* fanden Dexheimer (1951) und Tilgner-Peter (1958), und beide führen dies auf die Lösung von Schalenkalk zur Pufferung entstehender Säuren zurück. Tatsächlich konnte Burton (1970) bei *Helix aspersa* an Hand der Ca- und Bikarbonatänderungen nach Injektion von HCl, $NaHCO_3$ und $CaCl_2$ zeigen, daß sich das Blut so verhält, als ob es mit festem $CaCO_3$ im Gleichgewicht stünde. In Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Muscheln nimmt auch bei trockenschlafenden *H. pomatia* nicht nur der Ca-, sondern auch der CO_2-Gehalt des Blutes zu und — auf Grund der Gleichgewichtseinstellung — der HCO^-_3-Gehalt ab (Bellion 1909, Duval 1929, Burton 1969); der p_H aestivierender Tiere liegt im Mittel etwas niedriger als bei aktiven (7,51 gegenüber 7,76 bei *H. pomatia*; Burton 1969). (Bezüglich der Funktion des Hämocyanin als Puffer und O_2-Speicher sei auf die Zusammenfassung

von GHIRETTI und GHIRETTI-MAGALDI (1972) verwiesen). Phosphoenolpyruvatkarboxykinase, die bei der anaeroben Succinatbildung eine wichtige Rolle spielt, konnte von SIMPSON und AWAPARA (1964) nicht nur an Bivalven, sondern auch bei den drei untersuchten Gastropodenarten nachgewiesen werden. Zuletzt sei noch angeführt, daß die Leber trockenschlafender *H. aspersa* einen höheren Succinatgehalt aufweist als die von aktiven Tieren (FRÜHLING, mündl.). Insgesamt spricht all dies doch dafür, daß aestivierende Stylommatophoren zeitweise anaerob Glucose abbauen, und zwar auf dem für Muscheln dargestellten Weg. Über die Steuerung des Stoffwechsels der Gastropoden im allgemeinen und des Trockenschlafstoffwechsels im besonderen finden sich nur ganz verstreute Angaben, obwohl über die Endokrinologie dieser Gruppe seit 1957 eine Fülle von Arbeiten publiziert wurden. Bezüglich der Morphologie und Histologie der relativ großen Zahl endokriner und neuroendokriner Zellen und Organe sei auf die Übersichten von SIMPSON und Mitarb. (1966), FRETTER (1968), BOER und Mitarb. (1968) und MARTOJA (1972) verwiesen. Hier sollen nur einige Arbeiten referiert werden, deren Inhalt Fragmente zum experimentellen Nachweis hormonaler Stoffwechselkontrolle beibringt: Nach MEENAKSHI (1956) nehmen bestimmte Steroide im Cerebralganglion aestivierender *Pila virens* stark zu; Injektion des Ätherextraktes des Cerebralganglions überwinternder Tiere in aktive rief eine Zunahme des Mg und Ca im Blut und eine Senkung des Sauerstoffverbrauchs hervor. Der Wirkungsmechanismus soll so sein, daß durch die Steroide der Kationengehalt des Blutes und über diesen die einzelne Zelle gesteuert wird. Nach COLES (1969a) steigert ein Acetonextrakt der Mitteldarmdrüse und anderer Organe die in vitro-Atmung von Fußmuskelschnitten von *Pila ovata*. Die Amputation der Augententakel, welche mehrere endokrin tätige Zellgruppen enthalten, führt bei *H. aspersa* zu Veränderungen der Ca-Zellen der Mitteldarmdrüse (SANCHEZ und SABLIER 1962) und bei *Eobania vermiculata* unter bestimmten Umständen zu einer Senkung des Sauerstoffverbrauchs von Mitteldarmdrüsenschnitten (NOPP 1971). Da die Amputation der Augententakel bei *H. pomatia* auch zu einer Vermehrung der darstellbaren Neurosekrete bestimmter Ganglienzellen des Schlundringes führt (KUHLMANN und NOLTE 1967), können die Wirkungen der beiden vorher erwähnten Amputationsexperimente auch indirekter Natur gewesen sein. Damit wären eigentlich die Arbeiten aufgezählt, die unmittelbare Nachweise hormonaler Stoffwechselkontrolle enthalten; nicht diskutiert sollen hier jene Arbeiten werden, in welchen auf Grund von bestimmten äußeren Umständen, wie Vorbehandlung, Trockenschlaf, Winterschlaf, Tageszeit, Jahres-

zeit usw., eine solche Stoffwechselregulation postuliert wird. Dagegen soll wegen der Möglichkeit einer indirekten Beeinflussung des Stoffwechsels noch erwähnt werden, daß nach KASPRZAKOWA und Mitarb. (1961) durch die Eindickung des Blutes während des Trockenschlafs (von 0,11 auf 0,35 osMol) die Cytochrom-c-oxydase bei *H. pomatia* etwa drei Viertel ihrer maximalen Aktivität einbüßt. Über die Steuerung der äußeren Atmung, und zwar der Frequenz der Ventilation sowohl wie auch der Größe des geöffneten Pneumostoms, gibt es nur Untersuchungen hinsichtlich des Einflusses von O_2, CO_2 und Luftfeuchtigkeit (z. B. DAHR 1927, YSSELING 1931, WIT 1933, HESSE 1910, LIEBSCH 1929, FÜSSER und KRÜGER 1951, JONES 1961), über zentrale Faktoren, die die Reduktion der äußeren Atmung z. B. im Trockenschlaf bewirken, finden sich keine Angaben. Da die Verschlußhäute und der Kalkdeckel von *H. pomatia* die Diffusion von O_2 und CO_2 wenig behindern (S. 44f), braucht ihre mehrfach vermutete Rolle bei der Senkung des Trockenschlafstoffwechsels nicht besprochen zu werden. Die zahlreichen Arbeiten zur nervösen und hormonalen Regulation des Herzschlags der Gastropoden enthalten kaum spezifische Hinweise zur Drosselung oder zum vorübergehenden Stillstand des Kreislaufs während des Trockenschlafs, weshalb auch hier auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen sei (JULLIEN und Mitarb. 1959, GERSCH 1964, HILL und WELSH 1966, ENDEAN 1972).

Bei der Betrachtung des Temperatureinflusses auf trockenschlafende Gehäuseschnecken fallen sofort die Temperaturextreme als besonders entscheidend auf, weil zwar kriechende oder ausgestreckt sitzende Gehäuseschnecken durch Evaporation einige Grade kühler als die sie umgebende Luft sein können, im Trockenschlaf sich aber ihre Körpertemperatur der Umgebungstemperatur bald angleicht (HOGBEN und KIRK 1944) und trockenschlafende Tiere ihre Plätze meist erst bei Regen verlassen, weshalb mit der Besprechung der Hitzeresistenz begonnen werden soll. Jene Arten, welche sich zum Trockenschlaf nicht in den Boden, unter Steine bzw. Felsen oder unter dichte Vegetation zurückziehen, sondern auf Sträuchern, freien Felsflächen oder der unbedeckten Erdoberfläche aestivieren (*Eremina desertorum*, *Sphincterochila boissieri*; s. HORA 1928, HUNTER 1964), erreichen dabei nicht nur die Temperatur der umgebenden Luft, sondern können diese durch Strahlungsabsorption und durch Wärmeleitung aus dem Substrat noch beträchtlich übertreffen. Der Vorteil der Aestivation auf Sträuchern gegenüber der Erdoberfläche besteht sicher darin, daß die Wärmeleitung von der erhitzten Bodenoberfläche wegfällt und bei jenen Arten, welche auf der sonnenabgewandten Seite der Zweige oder Äste oder unter

Blattwerk sich festheften (*Eremina desertorum*, KÜHNELT mündl.), auch die zusätzliche Erwärmung durch Einstrahlung gemildert ist. Als Kuriosum sei angeführt, daß die vor 50 Jahren aus Europa nach Australien eingeschleppte *Helicella virgata* sich nach POMEROY (1968) noch immer bevorzugt an der Nord- und Westseite der Sträucher festheftet und dadurch die Lufttemperatur bis zu 10° C übertrifft. Um eine Vorstellung zu geben, wie hoch die Hitzeresistenz im Extremfall sein kann und auf welche Weise aestivierende Landschnecken bei extrem hohen Mittagstemperaturen überleben können, sei das gut bearbeitete Beispiel von *Sphincterochila boissieri* besprochen (SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971): *S. boissieri* liegt in der Wüste Negev von März bis November trockenschlafend auf der freien Bodenoberfläche, die um die Mittagszeit bis nahezu 70° C erreichen kann. Im Experiment ergab sich, daß trockenschlafende Individuen 50° C für die Dauer von acht Stunden ohne weiteres ertragen, selbst 55° C werden bei ein- bis zweistündiger Exposition gerade noch überlebt. Temperaturmessungen in situ ergaben nun folgende Werte: Die maximale Lufttemperatur betrug 42,6° C, die höchste gemessene Temperatur der Bodenoberfläche 65,3° C; durch den Schatten der Schneckenschale

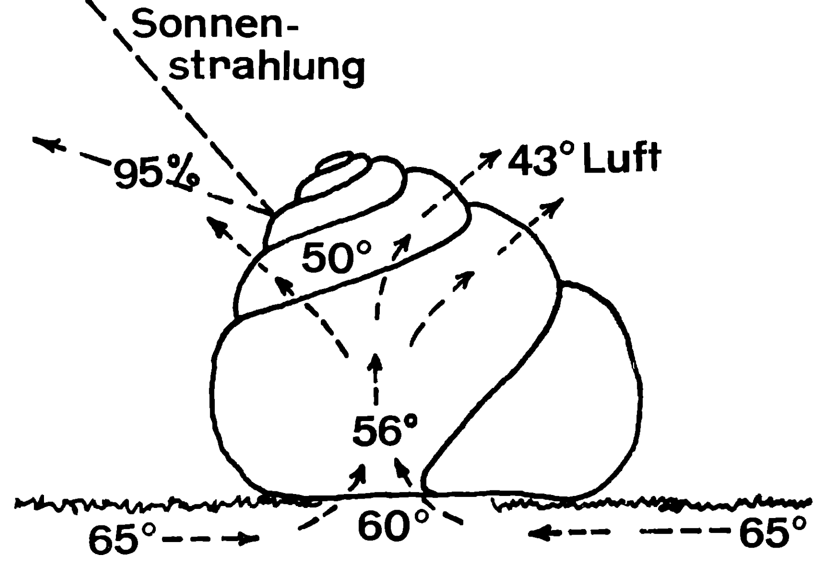


Abb. 6: Verteilung der Temperaturmaxima und Wärmefluß in und um eine *Sphincterochila boissieri* auf Wüstenboden. Aus SCHMIDT-NIELSEN und Mitarbeiter (1971).

erreichte die Oberflächentemperatur unter dieser nur höchstens 60,1°C. Während der große letzte Umgang der Schale, aus dem sich das trockenschlafende Tier in die oberen Windungen zurückgezogen hatte, durch Erwärmung vom Boden her noch immerhin 56,2°C erreichte, stieg die Temperatur in der zweiten und dritten Windung, also im Tier selbst, nie über 50,3°C und blieb damit immer deutlich unter der Letalgrenze. *S. boissieri* verdankt die im Vergleich zur umgebenden Bodenoberfläche um 15° niedrigere Maximaltemperatur der schlechten Wärmeleitung durch den leeren letzten Umgang und vor allem der ungewöhnlich hohen Reflexion der kalkweißen Schale, die 90 bis 95%, ähnlich Magnesiumoxyd, beträgt. (Damit wurde erstmalig experimentell der lange vermutete Wert weißer, stark reflektierender Schalen, wie sie bei xerophilen Formen häufig vorkommen, bestätigt — s. RENSCH 1932, GEBHARDT-DUNKEL 1953.) Die Bedeutung der dunkelbraunen Mündungsinnenseite mancher xerophiler Heliciden, die mit der Strahlungsabsorption im letzten Umgang in Verbindung zu bringen sein dürfte, wurde bisher noch nicht untersucht. Ergänzend zu obigem Beispiel sei angeführt, daß Temperaturen von 40 bis 45°C bei mehrstündiger Exposition auch von *Helix pomatia* (MEISENHEIMER 1912, HOGBEN und KIRK 1944), *H. aspersa* (HOGBEN und KIRK 1944), *Otala lactea* und *Eremina desertorum* (MORTON 1958) ertragen werden (diese Angaben stellen keine Letaltemperaturen dar). Bei entsprechender Luftfeuchtigkeit sollen *H. aspersa* und *H. pomatia* noch bei 40° bzw. 43°C für etwa eine Stunde aktiv bleiben (HOGBEN und KIRK 1944), während hygrophilere Arten wie *Arianta arbustorum* bei dieser Temperatur bereits die Letalgrenze für einstündige Exposition überschritten haben (GRAINGER 1969). Über die Veränderung der Hitzetoleranz bei Warmadaption scheint nicht gearbeitet worden zu sein, sie dürfte aber anzunehmen sein und wurde in einem analogen Fall, nämlich bei Gezeitenschnecken, auch nachgewiesen (NEWELL und Mitarb. 1971a).

Hinsichtlich der Kälteresistenz, die bei Formen der gemäßigten Breiten eine beträchtliche Rolle spielt, sofern sie nicht tief im Substrat überwintern, werden für *H. pomatia* und *Arianta arbustorum* etwa —10° bis —12° bei mehrstündiger Exposition angegeben (KÜNKEL 1916, BLAZKA 1955, STÖVER 1971), das Herz soll knapp unter dem Nullpunkt noch mit etwa einem Schlag pro Minute arbeiten und bei ca. —1°C stillstehen (SPALLANZANI 1803, GASPARD 1829, YUNG 1887, alle zit. bei LANG 1910). Da aber z. B. Arianten mehrfach auf Schnee bei Kopulationsversuchen beobachtet wurden (KÜHNELT mündl.), sind hier bei gründlicherer Untersuchung noch interessante Details zu erwarten.

Wendet man sich nunmehr der Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels i. w. S. im normalen Leistungsbereich zu, so finden sich zahlreiche Angaben, die kompensatorische Änderungen des Stoffwechsels in bezug auf bestimmte Temperaturänderungen belegen. Derartige Änderungen bei geänderter (konstanter) Temperatur (Adaptationen im Sinne PRECHTS 1955, acclimations nach BULLOCK 1955) wurden auf ganz unterschiedlichem Organisationsniveau bei Schnecken beschrieben, nämlich für die Ganztieratmung (SEGAL 1956, *Acmaea limatula*; PRECHT 1939, PRECHT und OTTO 1950, Hautatmung, *Lymnaea*; SEGAL 1959, 1961, *Limax flavus*; ROY 1963, *Arion circumscriptus*; RISING und ARMITAGE 1969, *Limax maximus* und *Philomycus carolinianus*; GELINEO und KOLENDIĆ 1953, *H. pomatia*; KIRBERGER 1953, eingedeckelte *H. pomatia*), für den Herzschlag (TSUKUDA und OHSAWA 1959, *Physa* sp.), Muskelkontraktionen (BENTHE 1954, *Lymnaea stagnalis*), Cilienaktivität (PRECHT und CHRISTOPHERSEN 1965, *Planorbis*) und diverse Enzymaktivitäten (KIRBERGER 1953, MEWS 1957, *H. pomatia*). Während die bisher genannten Änderungen bei Temperaturänderung „normale" Adaptationszeiten von einigen Tagen bis Wochen zur vollen Ausprägung benötigen, existieren gerade bei Landschnecken seit Jahrzehnten Literaturangaben, daß auch bei kurzfristig geänderter Versuchstemperatur manche Funktionen in bestimmten Temperaturbereichen mehr oder weniger temperaturunabhängig sind, das heißt, daß die Temperatur-Funktionskurve in bestimmten Temperaturbereichen „Plateaus" aufweist; der älteste Befund dieser Art dürfte von VERNON (1897) stammen, daß die Atmung von *H. pomatia* (2 Gruppen zu 15 bzw. 16 Tieren) bis 20^0 anstieg, zwischen 20^0 und 30^0C aber praktisch gleich blieb (ähnlich SLOWTZOFF 1909, zit. bei POTONIÉ 1924). Q_{10}-Werte um 1,0 oder wenig darüber wurden außer von den genannten Autoren für den Sauerstoffverbrauch trockenschlafender *Eobania vermiculata*, *Helix aspersa*, *Helicella obvia*, *Theba pisana* und *Cernuella variabilis* beschrieben (NOPP 1965), weiters für den Sauerstoffverbrauch einzelner Laubstreuschnecken (MASON 1971), für die Atmung von Gewebeschnitten (Fußmuskulatur, Mitteldarmdrüse) von *H. pomaita*, *H. aspersa* und *Eobania vermiculata* (NOPP und FARAHAT 1966, 1967), für die Mitochondrienatmung von *H. aspersa* (NEWELL 1967, ähnlich NOPP unpubl.) und für die Succinatdehydrogenase-Aktivität von *H. pomatia* (KASPRZAKOWA und Mitarb. 1961). Fast identisch mit den Angaben von VERNON (1897) sind die Ergebnisse von GROSSU-MOISA (1969), wonach die Atmung von *H. pomatia* — mit gewissen Unterschieden zwischen Winter- und Trockenschlaf — von 5^0 bis 15^0 stark ansteigt (Q_{5-15} fast 5), dann bis 30^0 annähernd

konstant bleibt und bis 35° schließlich leicht abfällt (die Autorin legt allerdings Parabeln durch ihre Meßpunkte und behandelt die Temperatur-Atmungsfunktion von *H. pomatia* weiterhin als Parabel, was nach den Abbildungen und den übrigen, soeben genannten Beispielen verfehlt sein dürfte). Nach Nopp (1965) und Nopp und

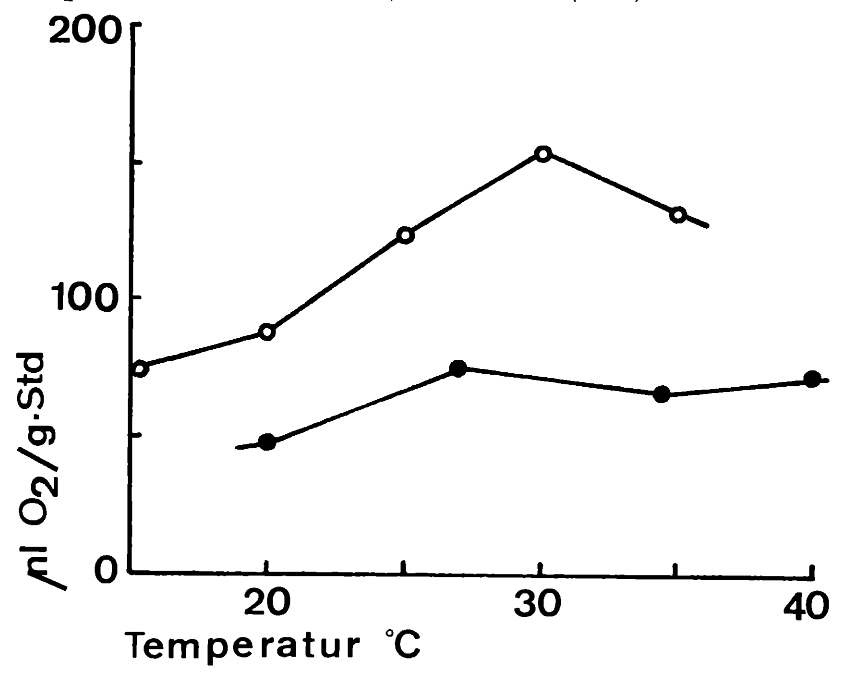


Abb. 7: Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs trockenschlafender Individuen von *Helicella obvia*. Volle Kreise: August; offene Kreise: November. Aus Nopp (1965).

Farahat (1967) treten bei den obengenannten Arten Änderungen der Q_{10}-Werte in Abhängigkeit von der Jahreszeit (bzw. Fortpflanzungszeit) und der Dauer des Trockenschlafs sowohl beim Ganztier wie bei den Gewebeschnitten auf. Erwähnenswert sind auch die Resultate von Blazka (1955), wonach die Atmung von *H. pomatia* nach einer Temperaturerhöhung von 15 auf 25°C zunächst stark anstieg und nach 10 bis 15 Stunden fast auf den Ausgangswert zurückging. Eine ähnliche Steigerung nach erfolgter Temperaturerhöhung und eine kompensatorische Erniedrigung innerhalb 1,5 bis 3 Stunden, die den Ausgangswert erreichen kann, wurde auch für den Herzschlag von *Acmaea limatula* (Segal 1962)

und von trockenschlafenden *H. aspersa* und *Eobania vermiculata* (Nopp 1964, 1965) beschrieben. Wenn bei den angeführten Untersuchungen zum Teil auch methodische Störungen in die Meßergebnisse mit eingegangen sein können, wie unten noch ausgeführt werden wird, so deuten die vielen gleichsinnigen Ergebnisse doch eindeutig darauf hin, daß eine beachtliche Temperaturunabhängigkeit verschiedenster Funktionen bei Gastropoden in bestimmten Temperaturbereichen vorkommen kann (über entsprechende, kurzfristige Temperaturkompensationen bei anderen Tiergruppen siehe Wells 1935, Schlieper 1950, 1952, Schmidt 1956, Valen 1958, Read 1962, Newell 1966, 1967). Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß keinesfalls alle Untersucher derartig niedrige Q_{10}-Werte erhoben haben, obwohl sie teilweise mit den gleichen Schneckenarten experimentierten, und daß Angaben über „normale" Temperaturabhängigkeit ($Q_{10} = 2$—4) ein ähnlich ehrwürdiges Alter aufweisen können: Hesse (1910) und Fischer (1931), Gesamtatmung von *H. pomatia*; Mason (1971), Gesamtatmung von *Ena obscura*, *Helicella virgata* u. a.; Yung (1887, zit. bei Lang 1910), Herzschlagrate von *H. pomatia*; Willems (1932), isoliertes Herz winterschlafender *H. pomatia*. Auch länger dauernde Adaptation an geänderte Temperaturen führte nicht immer zu Änderungen des Sauerstoffverbrauchs: Precht (1967), *Deroceras reticulatum*; Daniels und Armitage (1969), *Physa Hawnii*; Wieser und Mitarb. (1970), *Arianta arbustorum*. Ein befriedigender Grund für diese Divergenzen ist nicht einfach anzugeben, es lassen sich nur einige Möglichkeiten aufzeigen. Wie schon auf S. 32f ausgeführt wurde, treten niedrige Q_{10}-Werte nur in bestimmten Temperaturbereichen auf, die Ergebnisse hängen also nicht unwesentlich vom untersuchten Temperaturintervall ab. Weiters ändern sich viele Funktionen entscheidend mit der Jahreszeit, wie z. B. Wieser und Mitarb. (1970, 1971) für *A. arbustorum* eingehender untersucht haben; so treten bei dieser Art $Q_{10(20-30^{0})}$-Werte der Atmung um 1,0 nur im Frühjahr auf, weil zu dieser Jahreszeit unter den angewandten Bedingungen die 30^{0}-Atmung unterdrückt ist. Schließlich dürften Einflüsse der Art der Untersuchung gerade hier relativ stark ins Ergebnis mit eingehen, was bei der schon zweifach behandelten Empfindlichkeit gerade trockenschlafender Schnecken leicht verständlich ist. Dies sei am Beispiel des Herzschlags von *H. aspersa* bei Temperatursteigerung von 20^{0} auf 30^{0}C erläutert: Erfolgt die Temperaturänderung innerhalb weniger Minuten und ist das 20^{0}-Niveau der Herzschlagrate relativ hoch, so schnellt die Frequenz mit dem Temperatursprung steil empor, kehrt aber nach Abklingen dieses anfänglichen „overshoots" bald auf das Ausgangsniveau zurück; erfolgt die gleiche Temperatur-

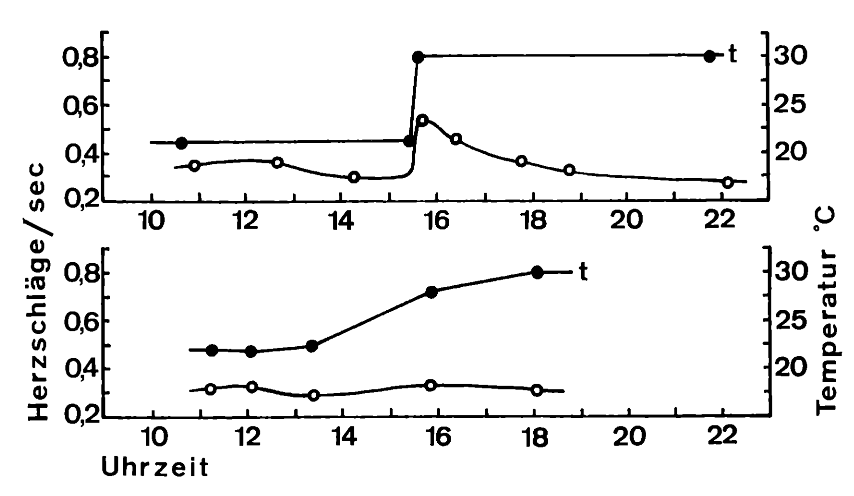


Abb. 8: Herzschlagrate von *Helix aspersa* bei plötzlicher (oben) und langsamer Temperatursteigerung (unten). t=Temperaturverlauf. Aus Nopp (1965).

änderung im Verlauf von vier Stunden, also langsamer als das Abklingen der Steigerung im vorigen Versuch, so bleibt die Herzschlagrate — mit geringen Schwankungen — im Idealfall unverändert (Nopp 1965; Abb. 8). Zuletzt spielt auch noch das Ausgangsniveau vor dem Temperatursprung eine gewisse Rolle: Bei hoher Frequenz vor dem Temperatursprung kehrt die Herzschlagrate nach anfänglichem overshoot auf die Ausgangsfrequenz zurück, war die Frequenz aber vorher schon extrem gedrosselt, so bleibt das neue Niveau bei der höheren Temperatur erhalten, der extrem reduzierte Stoffwechsel kann gleichsam nach der Temperaturerhöhung nicht nochmals reduziert werden (Nopp 1971a, vgl. auch Precht 1965b). Die Gesamtatmung von *Sphincterochila boissieri* bei inkonstanter Meßtemperatur und bei zwei konstanten, um 10° verschiedenen Meßtemperaturen ist wohl im Sinne des zuletzt genannten Beispiels zu verstehen: Sphincterochila atmet sowohl bei 15° als auch bei 25°C diskontinuierlich, aber auf verschieden hohem Niveau; bei regelmäßigem Temperaturwechsel zwischen 15° und 35° innerhalb von 24 Stunden ergibt sich für die bei 15°C verbrachte Zeit ein Sauerstoffverbrauch von 2,62 µl O_2/Std.·Schnecke und für die bei 35°C verbrachte Zeit ein Mittelwert von 15,63 µl O_2/Std.·Schnecke, was einem Q_{10} von 2,44 entspricht (Schmidt-Nielsen und Mitarb. 1971). Die angeführten Werte mögen etwas zu hoch sein, weil bei der zweimaligen Temperaturänderung pro Tag doch gewisse Störungen (leichte Erschütterungen beim Öffnen der Respiro-

meter .) zu erwarten sind, insgesamt scheint für *Sphincterochila* aber zuzutreffen, daß die Atmung während des Trockenschlafs so extrem gedrosselt ist, daß sie nach temperaturbedingtem Anstieg nicht wieder gedrosselt werden kann. Ähnlich dürfte der Anstieg der $Q_{10(20-30^0)}$-Werte der Atmung von *Eobania vermiculata* und anderen Arten bei längerem Trockenschlaf zu interpretieren sein: Nach einwöchigem Trockenschlaf traten bei mehrstündiger Messung bei 20^0 und anschließender Messung bei 30^0 (also bei Messungen an ein- und demselben Tier) häufig Q_{10}-Werte um 1,0 auf, nach 1 bis 4 Monaten Trockenschlaf, wenn das Gesamtniveau weiter abgesunken war, häuften sich Q_{10}-Werte um 1,5 und darüber (NOPP 1965).

Jedenfalls ist aus den angeführten Beispielen zu entnehmen, daß bei einer Reihe von Landschnecken Atmung und Kreislauf einer sehr strikten Kontrolle unterliegen, die bei einzelnen Arten unter anderem dazu eingesetzt werden kann, Temperaturänderungen zu kompensieren. Über die Steuerung der äußeren Atmung und des Kreislaufs gilt das auf S. 28f. Gesagte, es seien wegen der wahrscheinlichen Beteiligung des Nervensystems nur die Ableitungen aus dem Suboesophagialganglion von *Helix aspersa* hinzugefügt, wo Neurone mit Q_{10}-Werten zwischen 1,04 und 1,96 festgestellt wurden (KERKUT und RIDGE 1962, s. a. CARPENTER 1967). Die teilweise Temperaturunabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs auf Gewebeebene (NOPP und FARAHAT 1966, 1967, Mitteldarmdrüse von *Helix aspersa, Eobania vermiculata* u. a.), auf Zellebene (NEWELL 1967, *Helix aspersa*-Homogenat; NEWELL und PYE 1970 a, b, 1971 b, *Littorina*) und auf subcellulärem Niveau (NEWELL und PYE 1971 a, b, Mitochondrienatmung, *Littorina*) dürfte nach den Untersuchungen von NEWELL und PYE (1971 a) an *Littorina* auf temperaturabhängige Änderungen der Enzym-Substrat-Affinität eines oder mehrerer intramitochondrialer Isoenzymsysteme zurückzuführen sein, wie es erstmalig von HOCHACHKA und SOMERO (1968) für LDH-Isoenzyme bei Fischen nachgewiesen wurde. Der Sauerstoffverbrauch roher Mitochondrienpräparationen von *Littorina* ist bei physiologisch hohen Substratkonzentrationen (2,0 mM Pyruvat) deutlich temperaturabhängig, bei niedrigen Substratkonzentrationen (0,01 bis 0,5 mM Pyruvat) dagegen relativ temperaturabhängig, wobei die Lage des Plateaus und der Umkehrpunkt von der Adaptationstemperatur abhängen (NEWELL und PYE 1971 a, NEWELL 1972). An *Pila ovata* wies COLES (1969) nach, daß tatsächlich eine ganze Reihe von Enzymen als Isoenzym-System vorliegen.

Wegen der Bedeutung neurohumoraler Substanzen für die Membranpermeabilität (DOUGLAS 1967, chromaffine Zellen des

Nebennierenmarks) und für die Temperaturadaptation (SAKHAROV und PÉCSI 1965, Anodonta-Herz; LAGERSPETZ und TIRRI 1968, LAGERSPETZ und Mitarb. 1970, Anodonta-Cilien; LAGERSPETZ 1972) sollen die bemerkenswerten Veränderungen der Acetylcholinesterase bei *A. arbustorum* geschildert werden. Wie im Blut von *Helix pomatia* (BOCKENDAHL 1962, BOCKENDAHL und MÜLLER 1964, 1965 a, b), kommt auch im Blut von *A. arbustorum* eine echte, nicht an Zellen gebundene Acetylcholinesterase vor (WIESER und FRITZ 1971). Bei allen aktiven Sommertieren von *A. arbustorum* liegt die AChE-Menge in einem engen Bereich und ist innerhalb dieses regulierten Bereichs locker mit der Stoffwechselrate korreliert; im Gegensatz zu Wintertieren läßt sich die AChE-Aktivität von Sommertieren durch Warm- oder Kalt-Adaptationen nicht beeinflussen (WIESER und FRITZ 1971). Diese Muster der AChE-Aktivität im Blut könnten einen Ausschnitt aus dem Mechanismus der Stoffwechselsteuerung reflektieren.

Reproduktion

Die schon auf S. 14f. bei der Galaktogensynthese der Eiweißdrüse angetroffene Problematik gilt in ähnlicher Weise für die Reproduktion als Ganzes: Bis zu welchem Stadium kann ein Reproduktionszyklus gediehen sein, daß er bei plötzlich erzwungenem Trockenschlaf noch unterbrochen werden kann, wird der status quo des Reproduktionssystems zu Beginn des Trockenschlafs gehalten oder erfolgt eine Rückbildung? Es wurden wenige Untersuchungen veröffentlicht, die direkt auf diese Fragen abzielen, das wenige Bekannte fiel sozusagen bei Untersuchungen anderer Zielrichtung nebenbei an. Klammert man die Fragen des zeitlichen Zusammenhangs zwischen Kopula und Eiablage, der Samenspeicherung und der Mehrfachbegattung als wenig bearbeitet und vorläufig nur unsicher beantwortbar aus (s. HERZBERG und HERZBERG 1962, *H. aspersa*; KOTHBAUER 1972, *H. pomatia*; u. a.), obwohl gerade die Samenspeicherung bei monate- oder jahrelangem Trockenschlaf hochinteressant wäre, so bleiben immer noch die Fragen offen, wie weit die Geschlechtszellreife, die Synthesevorgänge in den diversen akzessorischen Drüsen usw. gediehen sein können, ohne daß zwangsweise eine Eiablage folgen muß. Folgendes ließ sich zusammentragen: 1. Sowohl bei der Laboratoriumshaltung wie auch im Freiland ist zu beobachten, daß einen bis wenige Tage nach Eintritt günstiger Bedingungen zahlreiche Individuen einer Art nahezu gleichzeitig Gelege absetzen; die Fähigkeit und Bereitschaft dazu muß wenigstens teilweise schon vor dem vorausgehenden Trockenschlaf aufgebaut worden sein.

2. Sowohl der makroskopische Zustand der Reproduktionsorgane winterschlafender *H. pomatia* (KOTHBAUER 1972) wie auch der Zustand der Eiweißdrüsen und der histologische Befund der Gonaden von trockenschlafenden *H. aspersa* und *Eobania vermiculata* kann alle Möglichkeiten von völliger Inaktivität bis zu voller Reife ergeben. Dies scheint auch dafür zu sprechen, daß der Ablauf fast an beliebiger Stelle durch Eintritt von Trockenheit „eingefroren“ werden kann. 3. Adulte Eobanien, welchen nach fünf Monaten Trockenschlaf und einer anschließenden Woche Freßaktivität die Augententakel exstirpiert wurden, hatten nach abermals sieben Wochen Trockenschlaf signifikant größere Eiweißdrüsen als die gleich behandelten, aber nicht operierten Kontrolltiere (NOPP 1971b). Mit einiger Vorsicht (die erwähnten Versuche konnten später nicht zu allen Jahreszeiten mit gleichem Erfolg wiederholt werden) ist daraus zu schließen, daß — in diesem Falle bei Wegfall einer hemmenden Instanz — während des Trockenschlafs nicht nur der status quo des Reproduktionssystems gehalten, sondern trotz langem Trockenschlaf sogar Syntheseleistungen vollbracht werden können.

Die umrissene Problematik gilt natürlich nur in beschränktem Maße für jene xerophilen Arten, bei welchen Nahrungsaufnahme, Wachstum und Fortpflanzung ganz in eine regenreiche Jahreszeit zusammengedrängt sind.

Die Steuerung der Oo- bzw. Spermiogenese erfolgt bei Prosobranchiern und Stylommatophoren unter anderem durch antagonistische Systeme des Schlundringes und der augentragenden Tentakel, wobei allerdings in Einzelheiten noch beträchtliche Widersprüche bestehen; immerhin ließ sich ein Zusammenhang zwischen Neurosekretion und Fortpflanzung bei relativ vielen Arten durch den Nachweis von Korrelationen zwischen sekretorischer Aktivität und Gonadenreife oder Fortpflanzungstätigkeit wahrscheinlich machen (GABE 1951, *Heteropoda*; GABE 1953, *Prosobranchia*; MENON 1966, SMITH 1967, *Arion ater*; HERLANT-MEEWIS und VAN MOL 1959, Arion; CADARU und BELADAN 1968, *Xerophila obvia*; s. auch MARTOJA 1964, 1972; NOLTE und MACHEMER-RÖHNISCH 1966, KUHLMANN und NOLTE 1967). Durch Exstirpation, Injektion von Organ-Extrakten und Organkultur konnten die Wirkung hormonaler Faktoren und z. T. auch der Antagonismus zwischen Augententakel und Schlundring gezeigt werden (PELLUET und LANE 1961, PELLUET 1964, *Arion*; CHOQUET 1964, *Patella*; STRUMWASSER und Mitarb. 1969, *Aplysia*; KOTHBAUER, NOPP und SCHENKEL-BRUNNER 1972, *H. pomatia*), s. aber auch GUYARD 1969, *H. aspersa*). Steroide wurden vereinzelt im

Reproduktionssystem nachgewiesen (ROHLACK 1959/60, *Littorina*; GOTTFRIED und Mitarb. 1966, 1967, *Arion*), Wirbeltiersexualhormone hatten aber nur wenig Einfluß auf die Gonaden (AUBRY 1961, *H. pomatia* und *L. stagnalis*).

Wirkungen der Temperatur und der Tageslänge auf die Fortpflanzung ließen sich sowohl bei Prosobranchiern (GORF 1961, 1963, *Viviparus*) als auch bei Basommatophoren (DEWITT 1967, I. PRECHT 1967, IMHOF 1971, *Physa, Lymnaea, Planorbis*) und Stylommatophoren (SMITH 1966, *Arion*; STEPHENS und STEPHENS 1966, *H. aspersa*) nachweisen.

Wachstum

Es versteht sich von selbst, daß das Körper- und Schalenwachstum der Landgehäuseschnecken naturgemäß an Perioden intensiver Stoffaufnahme und -umsetzung gebunden sind und aus dieser Sicht der Trockenschlaf lediglich eine Unterbrechung darstellt; die Schalendicke kann wegen der Ca-Lösung sogar wieder abnehmen (S. 27, 50). Auch während einer Fraßperiode erfolgt der Schalenzuwachs, und zwar zunächst die Bildung eines Periostrakums, während der eingelegten Ruhepausen; das Tier hat dabei Fraß- und Kriechaktivität eingestellt und sich ins Gehäuse zurückgezogen, wobei in diesem Zustand der vom Mantelkragen bedeckte Körper meist weit aus der Mündung vorgewölbt ist. Dieser Zuwachs, der bei günstigen Bedingungen außerordentlich rasch erfolgen kann, wird dann durch Kalkauflagerung verstärkt. Bei Eintritt trockener Bedingungen kommt der „Ruhezustand intensiver Bautätigkeit“ exogen zu Ende, bei Anhalten feuchter Bedingungen folgt nach einiger Zeit ein vermutlich endogen bedingter Abschluß, dem eine mehr oder weniger freiwillige Ruhe folgt. Es ist zu betonen, daß bei euryöken Arten das Muster von Aktivitäts- und Ruhephasen im Laboratorium viel dichter sein kann, als es im Freien normalerweise vorkommt, woraus eine Vervielfachung der Wachstumsgeschwindigkeit und ein früherer Eintritt der Geschlechtsreife resultieren (HERZBERG und HERZBERG 1962, *H. aspersa*).

Der Übergang zum Trockenschlaf und die Anfangsphasen desselben dürften — wenigstens bei wasserreichen Individuen guter Kondition — noch reichlich der Ablagerung von Kalk an der Innenseite der neugebildeten Schale, wohl auch an älteren Schalenteilen, dienen. Ferner muß bei „ökologisch normalem“, nicht zu ausgedehntem Trockenschlaf offenbar eine Aufbereitung vorhandenen Materials (z. B. Ca) stattfinden, da mit Einsetzen der

nächsten Aktivitätsperiode oft buchstäblich über Nacht weitergebaut wird.

Exkretion

Nach der gängigen Vorstellung von der Energetik der N-Ausscheidung sollten die Wasserschnecken (Prosobranchier wie Basommatophoren) ammoniotelisch oder ureotelisch, die Landschnecken uricotelisch (besser purinotelisch) sein (s. NEWELL 1964), d. h. Landschnecken und eventuell aestivierende Basommatophoren und Prosobranchier sollten Purine als Hauptexkrete bilden. Mit der Verbesserung der Methoden und der Erweiterung der untersuchten Artenzahl differenziert sich das Bild aber zunehmend; Übersichten und historische Überblicke finden sich bei Martin und HARRISON 1966, FLORKIN 1966, DUERR 1967, POTTS 1967, 1968, CAMPBELL und SPEEG 1968a, CAMPBELL und BISHOP 1970, HORNE und BARNES 1970, FLORKIN und BRICTEUX-GRÉGOIRE 1972, GILLES 1972.

Nach langem Für und Wider scheinen die Enzyme der Harnsäuresynthese in der von den Vögeln her bekannten Weise sowohl bei Prosobranchiern als auch Basommatophoren und Stylommatophoren allgemein vorzukommen (LEE und CAMPBELL 1965, *Otala lactea*; DUERR 1967, 1968, marine Prosobranchier, 3 Basommatophora; CONWAY, BLACK und MORILL 1969, *L. palustris*; GORZKOWSKI 1969, *H. pomatia*), aber auch die Enzyme des Ornithinzyklus dürften wenigstens die Pulmonaten allgemein besitzen (LINTON und CAMPBELL 1962, *Otala lactea*; CAMPBELL und SPEEG 1968 a, b, SPEEG und CAMPBELL 1969, *H. aspersa*, *Otala lactea*; HORNE und BOONKOOM 1970, HORNE und BARNES 1970, div. Basommatophoren und Stylommatophoren). Während die Enzyme der Harnstoffbiosynthese bei Säugern hauptsächlich in der Leber vorkommen, finden sie sich bei Schnecken fast in allen Geweben, allerdings mit geringerer Aktivität (CAMPBELL und SPEEG 1968a).

Die Harnbildung geht so vor sich, daß (bei Pulmonaten) das Nephrocytenepithel der Nierenkammer durch Ultrafiltration einen ungefähr blutisotonischen Primärharn liefert, der durch Rückabsorption von Salzen einen hypotonischen Sekundärharn ergibt; auch Wasser wird im sekundären Ureter in wechselnder Menge rückresorbiert (VORWOHL 1961, *H. pomatia*, *Archachatina ventricosa*; MARTIN und Mitarb. 1965, MARTIN 1966, *Achatina fulica*). Auch bei den Ampullariidae (*Pomacea lineata* und *P. depressa*) werden im vorderen Nierenabschnitt Ionen und Wasser aus dem Ultrafiltrat rückresorbiert, im hinteren Abschnitt Harnsäure sezerniert (LITTLE 1968). Bei *Helix pomatia* wird die Primärharn-

bildung bei Trockenschlaf etwas, bei Winterruhe stark eingeschränkt; außerdem wird im sekundären Harnleiter Wasser massiv rückresorbiert, wodurch Harnsäurekonkremente im sekundären Ureter als Säule gestaut werden (VORWOHL 1961). Diese Anhäufung von Harnsäurekonkrementen in den Zellen und im Lumen während des Trocken- und Winterschlafs und die entsprechend unterschiedlichen Bilder der Sommer- und Winterniere sind bei *H. pomatia* seit langem bekannt (s. KRAHELSKA 1910, MEISENHEIMER 1912). Doch nicht nur in der Niere, sondern auch oder sogar ausschließlich in anderen Organen wird während des Trockenschlafs Harnsäure gespeichert (FISCHER 1931, *H. pomatia*; SAXENA 1956, RAGHUPATHIRAMIREDDA und SWAMI 1963, *Pila globosa*; JEŻEWSKÁ 1968, *H. pomatia*; LITTLE 1968, *Pomacea lineata* und *P. depressa*). Die einjährige *Mesonphix vulgatus* (Stylommatophora) häuft Harnsäure und Guanin an, scheidet aber überhaupt keine N-haltigen Exkrete aus (BADMAN 1971).

Aestivierende Schnecken dürften aber nicht alle so purinotelisch sein, wie man bislang annahm; in den letzten Jahren wurden mehrere Beispiele von beträchtlicher Harnstoffbildung bzw. Anhäufung während des Trockenschlafs publiziert (HORNE und BARNES 1970, *Heliosoma*, *Mesodon*, *Rumina decollata*; HORNE 1971, *Bulimulus dealbatus*; s. auch HAGGAG und FOUAD 1968, DE JORGE und Mitarb. 1969). *Bulimulus* soll während eines zwölfmonatigen Trockenschlafs Harnstoff bis zu 260 µm/g Frischgewicht anhäufen, während Harnsäure nur geringfügig zunimmt (HORNE 1971).

Schließlich ist noch zu berichten, daß bei *Helix aspersa* und *Otala lactea* während des Trockenschlafs auch gasförmiges Ammoniak, und zwar überwiegend durch die Schale hindurch, abgegeben wird (SPEEG und CAMPBELL 1968, s. dort auch Diskussion zur biologischen Bedeutung).

Wasserhaushalt

Während längerer Trockenperioden stellt der Wasserhaushalt neben der gleichzeitig notwendigen Reservestoffökonomie sicherlich das Kernproblem des Trockenschlafs dar, was auch daran erkennbar ist, daß der Austrocknungstod oft vor dem restlosen Verbrauch der Reservesubstanzen eintritt, wenn ein bestimmtes Ausmaß des Wasserverlustes erreicht ist. Das Grundproblem dürfte dabei sein, den Wasserverlust auf ein Minimum zu reduzieren, ohne den für den gedrosselten Stoffwechsel doch nötigen Austausch an Atemgasen zu beeinträchtigen. Insofern bestimmt in einem gewissen Sinn die Fähigkeit zur Stoffwechseldrosselung

die Überlebensrate, da alle noch zu besprechenden Schutzeinrichtungen gegen Verdunstung (Membranen, Mündungsverengung...) einen gewissen Gasaustausch gewährleisten müssen und dabei gleichzeitig einen gewissen Wasserdampfverlust nicht verhindern können. Wie schon KÜNKEL (1916) formulierte, leben jene trockenschlafenden Schnecken am längsten, die langsam austrocknen und einen hohen Austrocknungsgrad ertragen; die maximale Trockenschlafdauer hängt mit anderen Worten einerseits vom maximalen Wasserverlust ab, welcher gerade noch ertragen werden kann, andererseits von der Geschwindigkeit der Wasserabgabe.

Landschnecken (und aestivierende Wasserschnecken) ertragen ganz erstaunliche Schwankungen des Wassergehalts ihres Körpers und auch der Hämolymphe (s. ROBERTSON 1964, HYMAN 1967). So erreichten z. B. in den Versuchen KÜNKELS (1916) *Arianta arbustorum* nach drei Monaten Trockenschlaf und einem Gewichtsverlust von 54—58% des Ausgangsgewichtes die Letalgrenze, *Cepaea nemoralis* und *Helix pomatia* nach 10 Monaten und 48—52% bzw. 40—50%; Nacktschnecken ertragen sogar 60—80% Gewichtsverlust durch Verdunstung, sofern man von (physiologisch normal) aufgesättigten Tieren ausgeht. Man kann für gehäusetragende Landschnecken also einen maximal ertragenen Wasserverlust von rund 50% des Körpergewichts annehmen, wobei die %-Angaben bei nicht zu dickschaligen Formen sich oft auf das Ausgangsgewicht einschließlich Schale beziehen. In ähnlicher Größenordnung gibt MEENAKSHI (1964) den Wasserverlust aestivierender *Pila virens* an (Endwassergehalt 55% des Weichkörpers).

Entsprechend dieser Wasserabgabe können die Tiere nach Beendigung des Trockenschlafs ihr Gewicht innerhalb weniger Stunden durch orale und parenterale Wasseraufnahme um fast 100% erhöhen (*Arianta arbustorum* und *H. pomatia* 93% bzw. 98%, KÜNKEL 1916; *Eobania vermiculata* 56—100%, ZIMMERMANN 1931, KÜHNELT 1955; *Campylaea planospira* 84%, KÜHNELT 1955); für Nacktschnecken gibt KÜNKEL (1916) entsprechend dem höheren Austrocknungsgrad sogar 160 bis 430% Gewichtszunahme an.

Der Wasserverlust von normaler Aufsättigung bis zum Tod durch Austrocknung ist nach den zitierten — nicht sehr zahlreichen — Beispielen bei hygrophileren *(Arianta)* und xerophileren Arten (*Eobania*) größenordnungsmäßig gleich, woraus man schließen kann, daß verschieden lange Trockenschlafdauer (2—3 Monate bei *Arianta* gegenüber 9—14 Monaten bei *Eobania*) nicht so sehr durch unterschiedliche Resistenz gegen Wasserverlust bedingt wird, sondern vielmehr durch die unterschiedliche Fähigkeit zur

Drosselung der Wasserabgabe (und des Stoffwechsels). Eine kriechende Landschnecke verliert — teils durch Verdunstung, teils durch die ständige Schleimextrusion an der ganzen Oberfläche — in der Zeiteinheit ungefähr gleich viel Wasser wie eine frei verdunstende Wasserfläche (MACHIN 1964a, *H. aspersa*); bei Nacktschnecken macht dies bis zu 16% des Körpergewichts pro Stunde aus, bei Gehäuseschnecken immerhin auch einige Prozent pro Stunde (KÜNKEL 1916). Am Beginn des Trockenschlafs ziehen nun die Gehäuseschnecken Kopf und Fuß ins Gehäuse zurück, so daß von den Weichteilen in der Schalenmündung nur die zusammengeschlagenen Mantelränder, der sogenannte Mantelkragen, und die Atemöffnung sichtbar sind; der Wasserverlust sinkt dabei innerhalb weniger Tage auf 1—2% des Gesamtgewichts pro Tag bei hygrophileren Arten wie *Arianta* oder *Eulota* und auf 1—3‰ pro Tag bei xerophileren wie *Buliminus detritus* oder *Xerophila ericetorum* (GEBHARDT-DUNKEL 1953; ähnlich *Helicella virgata* nach ANDREWARTHA 1956). An Individuen von *Sphincterochila boissieri*, welche im Sommer in der Wüste Negev am Boden

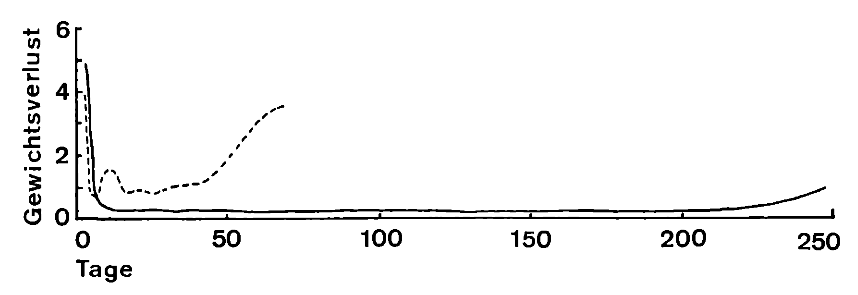


Abb. 9: Täglicher Gewichtsverlust in % des Körpergewichts von trockenschlafenden *A. arbustorum* (unterbrochene Linie) und *Buliminus detritus* (volle Linie). Nach GEBHARDT-DUNKEL (1953).

lagen, maßen SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. (1971) Gewichtsverluste, welche wenig mehr als 0,1 bis 0,2‰ pro Tag ausmachten, woraus sich eine Überlebenszeit von wenigstens vier Jahren errechnen läßt (in Wirklichkeit wegen der geringeren Verdunstung im Winter vermutlich sogar noch länger!). Der sichtlich aktiv gedrosselte Wasserverlust während des Trockenschlafs setzt sich aus drei Anteilen zusammen, nämlich erstens der Verdunstung von der Fläche der Mantellappen, zweitens dem Wasserdampfverlust aus der Lungenhöhle über die Atemöffnung (so weit diese offen gehalten wird) und drittens aus einem allfälligen Durchtritt von Wasser durch die Schale.

Was die Verdunstung von der Fläche der Mantellappen betrifft, konnte MACHIN (1964—1968) in sorgfältigen Studien zeigen, daß die Hauptschranke für den Wasserdurchtritt während des Trockenschlafs nicht im Schleimfilm, auch nicht in tieferen Geweben des Mantels oder in den Verschlußhäuten, sondern in der Mantelepidermis zu suchen ist, eventuell in der 2 μ dicken „Kutikula“ (MACHIN 1966; gemeint ist wohl der Mikrovillisaum der Epidermiszellen — siehe WONDRAK 1968). Die Permeabilität des Mantelkragens ist in diesem Zustand — trotz der histologischen Ähnlichkeit mit der übrigen Körperwand — auf $^1/_{40}$ der sonstigen Körperoberfläche reduziert; diese Fähigkeit kommt nur dem Mantelkragen, nicht der übrigen Epidermis zu (MACHIN 1966, *H. aspersa*). Erst die Einschränkung der Wasserpermeabilität der Epidermis des Mantelkragens führt zum reduzierten Wassernachschub an den Schleimfilm, wodurch dieser sich mit Elektrolyten anreichert und infolge des dadurch verringerten Dampfdrucks auch wieder weniger Wasser an die Luft abgibt. Die Drosselung des Wasserdurchtrittes durch den Mantelkragen ist nach MACHIN (1965, 1966) so wirkungsvoll, daß die verdunstungshemmende Bedeutung der verschiedenen Verschlußhäute, die ein halbes Jahrhundert lang in eindeutigen Experimenten gesichert erschien (s. u.), bedenklich in Frage gestellt erscheint: Permeationsversuche mit Wasserdampf durch isolierte Verschlußhäute führten zu dem Resultat, daß die Häute nur dann eine wesentliche Barriere für den Wasserdampfverlust darstellten, wenn der Konzentrationsgradient durch die Membran hindurch relativ hoch ist (MACHIN 1968). Bei der guten Drosselungsleistung des Mantelkragens stellt sich aber die Frage, wann natürlicherweise ein steiles Dampfdruckgefälle vorkommt. *Eobania vermiculata*, welche nach einem experimentellen Eingriff (Amputation der augentragenden Tentakel) aus unbekannter Ursache keine Verschlußhäute ausbildeten, aber schnell in den Trockenschlaf-Zustand übergingen, verloren um nichts mehr an Gewicht als die Kontrollgruppe mit wohl ausgebildeten Verschlußhäuten (NOPP 1970). Wenn die Mantelränder knapp vor dem Trockentod eines Tieres zu klaffen beginnen und die Fußspitze freigeben (GEBHARDT-DUNKEL 1953), steigt der Wasserverlust trotz intakter Verschlußmembranen deutlich an, was auch auf die dominierende Rolle des Mantelkragens hinweist. Daß die Verschlußhäute jahrzehntelang in einfach erscheinenden Experimenten als Verdunstungsschutz bestätigt, ja oft als alleiniger Verdunstungsschutz angesehen wurden, mag folgende Gründe haben: Nach anfänglich stärkerem Wasserverlust bilden die meisten xerophileren Arten bei einem bestimmten Austrocknungsgrad

Verschlußhäute aus, welche feste Korrelation allein gleichsam schon für sich spricht; für weitere systematische Untersuchungen der Schutzwirkung der Häute müssen diese daher regelmäßig entfernt werden. Die Störung beim Entfernen der Häute bedingt einen höheren Wasserverlust (MACHIN 1965, COLES 1969, NOPP 1970, SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971), der irrtümlich dem Wegfall der Häute selbst zugeschrieben wurde. Welche Funktion kommt den Häuten aber dann wirklich zu? Die Regelmäßigkeit ihres Auftretens, die Ausbildung von mehreren Membranen hintereinander, die positive Korrelation zwischen Dicke der Verschlußhaut und Xerophilie des Erzeugers (MACHIN 1967), all dies deutet darauf hin, daß neben der mechanischen Schutzfunktion (Abhalten von Störungen des trockenschlafenden Tieres durch Kleintiere z. B.) doch auch eine Beziehung zum Wasserhaushalt besteht. Folgender Zusammenhang bietet sich als Erklärung an: Zum Wasserverlust durch die Oberfläche des Mantelkragens kommt zusätzlich noch der erwähnte Wasserverlust hinzu, der bei geöffnetem Atemloch durch Diffusions- oder Ventilationsatmung entsteht. Da die Luft in der Lungenhöhle sicher nahezu wasserdampfgesättigt ist, macht der Wasserverlust bei Diffusions- oder erst recht bei Ventilationsatmung vermutlich wesentlich mehr aus als die Verdunstung von der Mantelfläche. Zu Zeiten mit geöffnetem Atemloch müßte dadurch der Wasserdampfdruck zwischen Mantel und letztgebildeter Verschlußhaut hoch und das Dampfdruckgefälle durch die Membran hindurch relativ steil sein. Damit wäre aber jener Fall gegeben, in welchem nach MACHIN die Wasserdampfpermeabilität der Verschlußhaut limitierend für die Wasserabgabe wird. Die Ausbildung mehrerer Häute hintereinander hätte den Effekt, daß der Raum zwischen Mantel und letzter Verschlußhaut klein bleibt und mit einer kleinen absoluten Wasserdampfmenge ein hoher Dampfdruck erzielt werden kann. Die Respirationsphasen (s. S. 19f.) wären demnach jene Zeiten, in welchen die Verschlußhäute als Verdunstungsschutz wirksam werden, in den zeitlich viel längeren Phasen mit geschlossenem Pneumostom dürfte der Mantel genügen.

Experimentell praktisch nicht untersucht wurde bisher jene Situation, in der viele Landschnecken den Trockenschlaf verbringen, nämlich festgeheftet auf der Unterlage, wobei die Mündungsränder dem Substrat knapp anliegen und der verbleibende Spalt mit dichten Membranen abgedichtet wird (s. MACHIN 1967; ein gewisser Gasaustausch muß allerdings auch hier gewährleistet sein). Ebenso ist über die tatsächliche Wirksamkeit der Mündungsverengung durch Falten und über die Bedeutung

diverser „Atemröhren", wie sie von nicht wenigen Arten trockener Gebiete bekannt sind (REES 1964), experimentell so gut wie nichts gearbeitet worden.

Bei jenen Arbeiten, die eine Permeabilität von Verschlußhäuten für O_2, CO_2 oder Wasserdampf feststellen (z. B. FLÖSSNER 1915, FISCHER 1931, PELSENEER 1935 zit. bei WARBURG 1965, MACHIN 1968) fehlen leider Angaben, ob die Häute mit oder ohne „Kalkfleck" untersucht wurden; PICHER (1972) konnte nämlich deutliche Unterschiede der O_2- und CO_2-Permeabilität zwischen Kalkfleck und übriger Verschlußmembran bei *H. pomatia*, *H. aspersa* und *Eobania vermiculata* finden.

Als dritter Weg des Wasserverlusts neben der Atemöffnung und der Mantelfläche kommt noch der Wasserdurchtritt durch die Schale in Frage. Jener Teil der Schale, welchem an der Innenseite der Weichkörper des trockenschlafenden Tieres anliegt, übertrifft auch bei stark ausgetrockneten Tieren flächenmäßig den Querschnitt des letzten Umgangs meist um ein Vielfaches. Dennoch dürfte er als Quelle des Wasserverlusts nur geringe Bedeutung haben, wenn auch die Literaturangaben widersprüchlich sind (GEBHARDT-DUNKEL 1953, MEENAKSHI 1964, WARBURG 1965 u. a.). Nach eigenen, unpublizierten Versuchen mit wassergefüllten Schalen, deren Öffnungen mit PVC-Folie und Zweikomponentenkleber abgedichtet waren, dürfte die Wasserpermeabilität vieler Schalen den niedrigeren Literaturwerten entsprechen. Die hohen Werte kommen bei Schalen, deren Öffnungen mit Öl oder Wachs abgedichtet wurden, durch Kapillareffekte an den Rändern zustande. Mit Sicherheit kann man also annehmen, daß der Wasserdurchtritt durch die Schale jedenfalls verhältnismäßig gering ist; wahrscheinlich ändert er sich auch nicht wesentlich beim Übergang vom aktiven Leben zum Trockenschlaf. Die Regulation des Wasserverlustes greift hauptsächlich an der Wasserpermeabilität des Mantels und am Wasserverlust durchs Pneumostom (starke Einschränkung der äußeren Atmung) an, daneben vermutlich auch durch Behinderung der Wasserdampfdiffusion (Häute, Festheften . . .).

Obwohl schon darauf eingegangen wurde, muß bei der Behandlung des Wasserhaushalts nochmals darauf hingewiesen werden, daß der Trockenschlaf nicht ausschließlich als Ausweichen vor ungünstigen Außenbedingungen gesehen werden darf. Xerophilere Arten sind in dieser Anpassung (i. S. KÜHNELTS 1965) so weit fortgeschritten, daß ein bestimmter Wechsel von Aktivitäts- und Trockenschlafzeiten innerhalb gewisser Grenzen eingehalten werden muß (KÜNKEL 1916: Trockenliebende Arten gedeihen an feuchten

Orten nicht S. 6). Manches ökologisch bisher schwer verständliche Verbreitungsmuster mag darin seine Ursache haben. Daß viele unserer größeren einheimischen Gehäuseschnecken bei längerer Regenperiode „verschwinden“, d. h. nicht aktiv an Futterpflanzen, sondern in Verstecken, an Baumstämmen, Überhängen usw. anzutreffen sind, hat wohl zwei verschiedene Gründe: Einerseits ist dieses Verhalten mit dem Vermeiden osmotischer Schwierigkeiten (zu großer Wassereinbruch durch die Haut) zu erklären, wie auch schon KÜNKEL (1916) klar erkannt hat, andererseits aber auch damit, daß verschiedene innere Abläufe und deren übergeordnete Steuersysteme nach entsprechender Aktivitätszeit die Ruhepause — und abnehmenden Wassergehalt — fordern. Da Beziehungen zwischen neurosekretorischen Zentren und Wassergehalt zum Gesichertsten gehören, was über die Endokrinologie der Pulmonaten bekannt ist (so z. B. HEKSTRA und LEVER 1960, LEVER und JOOSSE 1961, LEVER und Mitarb. 1961, alle *L. stagnalis*; KUHLMANN 1963, 1966, div. Stylommatophoren), und da diese Zentren sicher bis zu einem gewissen Grad in die Steuerung des gesamten Stoffwechselgeschehens integriert sind, müßte sich gerade hier ein Einstieg in die experimentelle Bearbeitung der Stoffwechselsteuerung eröffnen, wie auch die Zusammenhänge zwischen Wasserhaushalt und Aktivität nahelegen:

Nach längerem Trockenschlaf und entsprechendem Wasserverlust beginnen Landschnecken bei Wasserangebot (normalerweise bei einsetzendem Regen, eventuell auch bei stärkerem Taufall, s. u.) mit der Wasser- und Nahrungsaufnahme; bei entsprechendem Wasserverlust kann auch zunächst nur Wasser- und erst später Nahrungsaufnahme erfolgen. Das Wasser wird oral, in beträchtlichem Ausmaß aber auch über die Haut aufgenommen (KÜNKEL 1916, PUSSWALD 1948). Eine Aktivitätsperiode ist daher auch eine Phase hohen Wassergehalts, während des nachfolgenden Trockenschlafs wird ein Teil des Wassers wieder allmählich verloren. In diesem Sinn ist eine positive Korrelation zwischen Aktivität und Wassergehalt trivial und nicht weiter erwähnenswert. Die Beziehungen scheinen aber komplizierter zu sein, wenn vorläufig auch Ursache und Wirkung nicht unterscheidbar sind. HOWES und WELLS (1934) hielten Weinbergschnecken (*H. pomatia*) und Nacktschnecken in dauernd feuchter Umgebung und registrierten den Gewichtsverlauf. Trotz ständigen Wasser- und Nahrungsangebots fluktuierte das Gewicht der Versuchstiere ständig mit ungefähr zweiwöchiger Periodik. Obwohl die Bedingungen konstant sehr feucht waren und eine Austrocknung nicht in Frage kam, fielen auch in diesen Versuchen Gewichts-

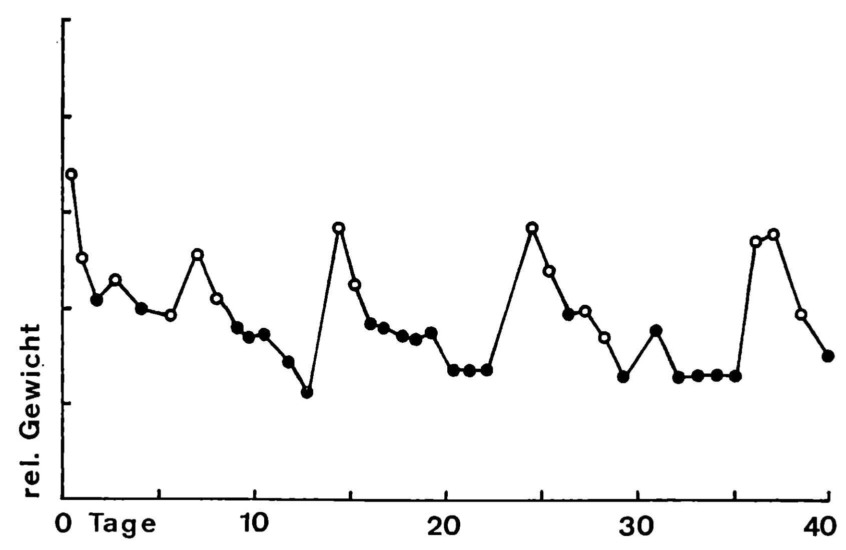


Abb. 10: Gewichtsfluktuationen einer *Helix pomatia* unter konstanten (feuchten) Bedingungen. Offene Kreise: Tier aktiv; volle Kreise: Tier inaktiv. Aus HOWES und WELLS (1934a).

minima und Aktivitätsminima zusammen. Mit anderen Worten neigten diejenigen Tiere, welche viel Wasser abgegeben hatten, spontan dazu, in Trockenschlaf zu verfallen (HOWES und WELLS 1934 a, b, WELLS 1944). Eine mögliche Interpretation dieser Versuchsergebnisse wäre die, daß jene Tiere zu Inaktivität bzw. Trockenschlaf neigen, die zuvor viel gekrochen sind und durch Verdunstung und Schleimextrusion entsprechend viel Wasser verloren haben. Die Trockenschlafneigung wäre danach eine Folge vorausgehender, starker Aktivität und der niedrige Wassergehalt sozusagen eine Begleiterscheinung. Eine Wiederholung dieser Versuche unter gleichen und auch unter modifizierten Bedingungen wäre jedenfalls wünschenswert, zumal die Ergebnisse (bei ganz anderer Untersuchungstechnik) von DAINTON (1954, *Arion*) und WIESER und FRITZ (1971, *Arianta*) nicht bestätigt wurden.

Der Wasserverlust während des Trockenschlafs betrifft nicht den ganzen Körper der Schnecke gleichmäßig, Blut und Haut werden z. B. stärker betroffen als andere Organe, sie stellen sozusagen Hauptwasserspeicher dar (PUSSWALD 1948, DEXHEIMER 1951, GEBHARDT-DUNKEL 1953). Ein weiterer Wasserspeicher wurde von BLINN (1964) beschrieben: Die Atemhöhle einer Reihe von untersuchten Arten (Polygyridae: *Mesodon thyroidus*, *Allolonga*

profunda; aber auch *Eremina desertorum, Otala lactea, H. aperta, H. pomatia*) enthält wechselnde Mengen von Wasser, das BLINN Pallialwasser nennt. Da aktive Tiere viel Pallialwasser, aestivierende aber wenig oder nichts enthielten, hält BLINN das Pallialwasser für ein Reservoir, dem während der Aestivation Wasser entnommen werden kann. Diese meines Wissens sonst von niemandem beschriebene Erscheinung könnte aber auch so zu deuten sein, daß bei aktiven Tieren überschüssiges Wasser, gegen dessen Eindringen durch die Haut sich Schnecken letztlich nur durch Flucht entziehen können, bis zu einem bestimmten Ausmaß vom Epithel der Atemhöhle abgeschieden werden kann und später bei abnehmendem Wassergehalt wieder in den Körper aufgenommen wird. Die Auffassung, daß das „Verschwinden" der Schnecken bei längerem Regen als Flucht vor zu starkem Wassereinbruch aufzufassen ist, läßt sich durch die Beobachtung erhärten, daß mitunter Tieren diese Flucht nicht gelingt und sie dann bewegungslos und glasig gequollen auf der Unterlage liegend aufgefunden werden können (beobachtet z. B. nach einem längeren und heftigen Regen an Clausilien in Euböa — KÜHNELT, mündl.). Es gibt übrigens auch Arten, deren „Aestivation" — vermutlich aus eben diesem Grund — in die Regenzeit fällt (HORA 1928).

Bezüglich der Wasseraufnahme stimmen so gut wie alle Untersucher überein, daß hohe Luftfeuchtigkeit ohne Kondensation (Taubildung) den Schnecken nicht nützt, sondern höchstens die Bereitschaft zum Auskriechen erhöht (z. B. KÜNKEL 1916, KÜHNELT 1955, WARBURG 1965). Der Wüstenschnecke *Sphinct rochila boissieri* scheint wenigstens im Sommer der nächtliche Taufall nichts zu nützen, die Tiere nehmen über Nacht zwar an Gewicht etwas zu (auch leere Schalen!), verlieren diesen Betrag aber über Tag sofort wieder. Kriechen sie des Nachts aus, so übertrifft der Gewichtsverlust durch Schleimabgabe (und Verdunstung?) die geringe aufgenommene Taumenge bei weitem (SCHMIDT-NIELSEN und Mitarb. 1971). Unter weniger extremen Bedingungen wird aber allgemein eine Ausnützung des Taufalls für wenigstens gelegentliche nächtliche Aktivität angenommen; SHALEM (1949) konnte auch an *Helicella borgesiana* eine Korrelation der Verbreitung in Israel mit Linien gleichen Taufalls feststellen.

Calcium

Die starken Schwankungen des Wassergehalts, die aestivierende Schnecken ertragen können und bis zu einem gewissen Grad auch regelmäßig ertragen, rufen natürlich auch beträchtliche Schwankungen der Ionenkonzentration der Hämolymphe hervor;

Änderungen um das Zweifache (LITTLE 1968, ARVANITAKI und CARDOT 1932, BURTON 1964 u. a.) sind nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß die Hämolymphe eines der vom Wasserverlust am stärksten betroffenen Gewebe ist (S. 48). Die Ionenverhältnisse im Blut, ihre Veränderungen während des Trockenschlafs und eventuell ihre Regelung können aber im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter dargestellt werden (es sei zusätzlich zu den oben und auf S. 47 zitierten Arbeiten auf DUVAL 1930, LUSTIG und Mitarb. 1937, HOLTZ und v. BRAND 1940, DEXHEIMER 1953, BURTON 1964, 1965, 1966, 1968a, b, 1970, 1971a, b, TRAMS und Mitarb. 1965, MEINCKE 1972a, b; NOLTE und MACHEMER-RÖHNISCH 1966, CHAISEMARTIN 1969; GREENAWAY 1970, ROBERTSON 1964 und SCHOFFENIELS und GILLES 1972 verwiesen). Wegen seiner im Zusammenhang mit der Atmung und Pufferung schon auf S. 27 diskutierten Rolle muß aber auf das Kalzium doch näher eingegangen werden, zumal doch auch die als Verdunstungsschutz und Strahlenschutz bedeutsame Schale hauptsächlich aus Kalziumkarbonat besteht. Die Zunahme des Ca-Gehalts der Hämolymphe im Trockenschlaf wurde schon auf S. 22, 27 behandelt und auch seine mögliche Pufferfunktion dargestellt; jetzt soll nicht nur das ionisierte Ca der Hämolymphe betrachtet werden, sondern der Ca-Stoffwechsel als Ganzes, aber im Hinblick auf seine Funktion während des Trockenschlafs, die sich in der vorhin angegebenen Problematik sicher nicht erschöpft. Außerdem sollen weniger beachtete Einzelheiten oder umstrittene Fragen ausführlicher behandelt und zum Beispiel bei außerordentlich intensiv untersuchten Gebieten wie der Schalenbildung und Regeneration auf zusammenfassende Darstellung verwiesen werden (s. HESS 1964, WILBUR 1964, 1972, HYMAN 1967, ABILINS-KROGIS 1968, DIGBY 1968, GRÉGOIRE 1972).

Obwohl die Verwendung des Ca während des Trockenschlafs das Hauptaugenmerk beansprucht, muß zuerst die Aufnahme, Speicherung und Mobilisierung besprochen werden.

Ca wird von Landschnecken auf drei Arten aufgenommen: Erstens gelangt es als Inhaltsstoff der Nahrung in den Darm und von dort in die Mitteldarmdrüse. Von manchen Autoren wird dieser Weg als der einzige und ausreichende bezeichnet (TRÜBSACH 1943, 1947, FRÖMMING 1953, 1954, 1962). Die meisten Landschnecken scheinen aber ihren Ca-Bedarf aus dieser Quelle allein nicht decken zu können, weshalb viele Arten zweitens anorganisches Karbonat oral aufnehmen, indem sie mit der Radula Kalkgestein oder leere Schalen bearbeiten (BROCKMEIER 1903, DENGER, 1928 RENSCH 1932, KÜHNELT 1933a) oder regelmäßig

Erdreich aufnehmen (Dexheimer 1951, Schmidt 1955, Völker 1959); so wird z. B. für *Arianta arbustorum* (Oldham 1929), *Oxychilus drapernaldi* (Schmidt 1955), *Milax gagates* (Lanza und Mura 1957), *Achatina fulica* (Völker 1959), *H. pomatia* (Kothbauer 1972) und eine Reihe weiterer Landschnecken (Kingston 1966) die Aufnahme von mineralischem Kalzium als wichtig für die Schalenstärke und z. T. auch für eine gedeihliche Entwicklung angegeben und dementsprechend bei Laborhaltung $CaCO_3$ in Pulverform (etwa Kreidestaub) dem Futter beigegeben. Dexheimer (1951) wies erhöhte Ca-Werte der Hämolymphe nach Zusatz von 0,2%iger $CaCl_2$-Lösung zum Salatfutter nach (41 mg% gegenüber 27 mg%; *H. pomatia*). Bei erwachsenen Schnecken führt reichliche Ca-Zufuhr ebenfalls zur Verstärkung der Schale, und zwar wird Kalk nicht nur an der Mündung, sondern auch an der Innenseite der älteren Schalenteile abgelagert (Wagge 1952, *H. aspersa*), was im Hinblick auf die Funktion der Schale als Ca-Reserve besonders bemerkenswert ist.

Drittens können schließlich Landschnecken Karbonatgestein mit der Fußsohle anätzen und das gelöste Karbonat auch durch die Sohle hindurch aufnehmen. Diese schon von Brockmeier (1903, 1929) und Degner (1928) beschriebene Möglichkeit wurde von Kühnelt (1932, 1933a, b) an *H. pomatia*, *Cepaea hortensis*, *C. vindobonensis*, *Eobania vermiculata*, *Archhelix faux nigra* und *Campylaea pouzolzi* genau untersucht, von Schmidt (1955) für *Oxychilus drapernaldi* bestätigt und von Frick (1965) an *H. pomatia* nachuntersucht und um Details erweitert. Schnecken, welche aus natürlichen oder künstlich herbeigeführten Gründen ein starkes Ca-Bedürfnis haben und außerdem mit Wasser aufgesättigt sind, können stunden- bis tagelang mit abgeplattetem Fuß auf glatten Karbonatflächen verweilen und dabei die Unterlage anätzen. Die Karbonatlösung wird vom Fußschleim bewerkstelligt, der statt der normalen, alkalischen Reaktion durch Anreicherung von Atmungs-Kohlensäure sauer reagiert und so zur Karbonatlösung führt, was an den typischen Kohlensäureätzspuren erkannt werden kann (Kühnelt 1932, vgl. auch 1930, 1933c); die CO_2-Abgabe des Tieres ist währenddessen verständlicherweise verringert, erhöhter CO_2-Gehalt der Luft erleichtert, verminderter CO_2-Gehalt erschwert die Karbonatätzung (Frick 1965). Durch Abbinden des Schlundes und Aufbringen einer Ca-Paste auf die Fußsohle bewies Kado (1960) an *Euhadra nipponensis* die Ca-Aufnahme durch die Fußsohle und bestätigte die diesbezüglichen Ergebnisse Kühnelts. Es dürfte bis jetzt nicht untersucht worden sein, ob die Kohlensäureanhydrase bei dieser Kalklösung eine

Rolle spielt; in den Bohrorganen einiger räuberischer Schnecken scheint dies jedenfalls der Fall zu sein (Smarsh und Mitarb. 1969, Fournié und Chetail 1969; vgl. Freeman und Wilbur 1948, Stokkowski 1951, Wilbur und Jodrey 1955, Clark 1957, Wilbur 1960, Freeman 1960).

Als Ca-Speicher kommen die Ca-Zellen der Mitteldarmdrüse, bestimmte Zellen des Mantels und des Fußes und die Schale in Betracht, in geringerem Maß auch Niere und Blut (Wilbur 1964). Die Befunde über die Orte der Speicherung, die Verwendung des Ca der verschiedenen Gewebe oder Organe und die Art der Mobilisierung und des Transports sind mindestens so widersprüchlich wie die über die Ca-Aufnahme, zusätzlich zu den schon zitierten Zusammenfassungen sei auf die Arbeiten von Waage (1951), Dexheimer (1951), McGee-Russell (1954), Durning (1957), Bierbauer (1957), Kado (1960), Campion (1961), Peightel (1961) und Abolinš-Krogis (1963, 1965a, b, 1968) verwiesen.

Wendet man sich nunmehr wieder der Verwendung des Ca unter dem Blickwinkel des Trockenschlafs zu, so kann die Abgabe von ionisiertem Ca und von Kalkkörperchen im Kriechschleim und in dem zur Verteidigung ausgestoßenen Schleim wegen der geringen Schleimextrusion im Trockenschlaf außer acht bleiben. Zu behandeln bleiben damit die Kalkkörperchen, die als Einschlüsse in manchen Aufhänge- und Verschlußhäuten vorkommen, und die Schale in den schon erwähnten Funktionen als Strahlenschutz, Verdunstungsschutz und Ca-Speicher. Es ist auffällig, daß gerade in dickeren und „fest" aussehenden Verschlußhäuten häufig besonders reichlich die genannten Kalkeinschlüsse vorkommen, wodurch das pergamentartige Aussehen solcher Häute mit bedingt wird. Versuche zur Wasserdampfpermeabilität oder zur mechanischen Festigkeit von stark inkrustierten im Vergleich zu glasklaren Häuten scheinen bisher nicht ausgeführt worden zu sein; Gebhardt-Dunkel (1953) schloß aus dem Vergleich des Wasserverlusts von *Arianta* und *Eulota*, daß die zahlreichen Kalkeinschlüsse in den Häuten der letzteren Art keinen Einfluß auf die Reduktion des Wasserverlustes haben. Zahlreiche Kalkkörperchen werden bei der Ausbildung von Verschlußhäuten von nahezu allen Arten in der Umgebung des Pneumostoms abgeschieden. Da der daraus resultierende „Kalkfleck" erwiesenermaßen besser permeabel ist als die übrige Verschlußhaut (Picher 1972), könnten die Kalkkörperchen an dieser Stelle doch mit der höheren Porosität der Membran zu tun haben; auch am Winterdeckel von *H. pomatia* ist die von der Umgebung des Pneumostoms abgeschiedene Stelle erhöht gasdurchlässig (Picher 1972).

Die Bedeutung der Schale als Schutz vor zu hoher Einstrahlung (S. 30f.) und als Verdunstungsschutz (S. 46f.) wie auch als Ca-Reserve verlangt ein Eingehen auf die Schalenstärke, da diese neben der Struktur der Schale sicher wichtig ist. Rensch (1932) untersuchte an Hand umfangreicher Serien von Arten mit weiter Verbreitung den Zusammenhang zwischen Schalenstärke und Umweltfaktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit und Kalkuntergrund, wobei er bei echter Verdickung der Schale noch zwischen Verdickung der strahlenreflektierenden Außenschicht und Verdickung der inneren Schichten unterschied. Bei einigen Arten ließ sich Kalkuntergrund bzw. Kalkmangel mit unterschiedlicher Schalenstärke korrelieren, bei anderen Besonnung und/oder sommerliche Trockenheit und bei weiteren schließlich Feuchtigkeit bzw. Wasser, wobei es teils auf die absoluten Mengen, teils auf die Häufigkeit der Niederschläge anzukommen scheint. Die dicksten Schalen kämen bei einem bestimmten Optimum der Temperatur und Feuchtigkeit zustande; für die xerophileren Arten sei die Temperatur, für die hygrophileren die Feuchtigkeit wichtiger. Wagge (1952) nennt Futter (Wachstum), Temperaturextreme und Ca-Anbot als wesentliche Faktoren für die Schalenstärke von *H. aspersa*. Bedeutungsvoller als Extreme, Mittelwerte oder Summen von Temperatur und Feuchtigkeit sind vielleicht — innerhalb des Toleranzbereiches jeder Art für beide Faktoren — die Verteilungsmuster von Aktivitäts- (Fraß-) und Trockenschlafperioden, was auch in den beiden zitierten Arbeiten unter „sommerliche Trockenperiode", „Häufigkeit der Niederschläge" und „Futter (Wachstum)" anklingt. Zur Erläuterung sei der analoge Fall eines Mollusken der Gezeitenzone angeführt: Die Schalenstärke von *Mytilus edulis* hängt (neben Salinität, Temperatur .) vom relativen Anteil der Zeiten mit und ohne Wasserbedeckung ab, d. h. vom Muster der Filtrationszeiten und jener Zeitspannen, die die Tiere mit geschlossenen Schalenklappen außerhalb des Wassers verbringen; relativ kurze Filtrationszeiten und damit langsames Wachstum führt zu relativ hohen Schalen- und niedrigen Weichteilgewichten und umgekehrt (Boje 1965).

Bleibt zuletzt noch auf die Lösung von Schalenkalk an der Innenseite der Schale einzugehen. Die Ca-Zunahme in der Hämolymphe während des Trockenschlafs bzw. Winterschlafs wird von mehreren Autoren (Dexheimer 1951, Tilgner-Peter 1958, Burton 1970) mit der Pufferung saurer Stoffwechselprodukte durch Schalenlösung in Zusammenhang gebracht (S. 22, 27), nachgewiesen wurde eine Kalklösung an der Schaleninnenseite bei Gastropoden bisher nur bei der Reparatur von Defekten (Wagge

1951, *H. aspersa*; MUZZI und SKINNER 1966, *Murex fulvescens*; s. auch SIOLI 1935, *H. pomatia*) und an wasserlebenden Gastropoden im Ca-freien Medium (FRETTER und GRAHAM 1962, *marina Prosobranchier*; GREENAWAY 1971, *L. stagnalis*) und bei teilweiser Aufschlafs von Innenwänden. Ob während des normalen Trockenlösung Ca aus der Schaleninnenseite gelöst wird, müßte aber durch Verwendung von ^{45}Ca leicht zu beantworten sein (s. ABE und Mitarb. 1954, GREENAWAY 1971).

Zusammenfassung

1. Einige grundlegende Aspekte des Stoffwechsels aestivierender Gastropoden werden in ihrem Bezug zum Wasser- und Stoffhaushalt während des Trockenschlafs eingehender dargestellt, wobei dem endogenen Anteil am diskontinuierlichen Lebensvollzug der Landschnecken und überhaupt der Steuerung der einzelnen Funktionen besonderes Augenmerk geschenkt wurde.

2. Endogene Rhythmen unterschiedlicher Phasenlänge lassen sich für die lokomotorische Aktivität, die Verdauung, die Atmung während der Aestivation und eine Reihe anderer Funktionen aufzeigen, woraus insgesamt das Bild resultiert, daß der Lebensvollzug der Landschnecken, trotz der offensichtlich einschneidenden Abhängigkeit von Außenfaktoren wie dem Vorhandensein flüssigen Wassers doch auch in starkem Maß von endogenen Mustern bedingt wird.

3. Im Anschluß an die Behandlung der Stoffwechselreduktion während des Trockenschlafs und der nachgewiesenen Diskontinuität der Atmung in diesem Zustand wird die damit zusammenhängende Möglichkeit zeitweiser Anaerobiose ausführlich diskutiert und die verstreuten Einzelergebnisse an Schnecken mit den gründlich untersuchten Verhältnissen anaerobioseresistenter Muscheln verglichen; ebenso wird auf die Temperaturabhängigkeit verschiedener Vorgänge, besonders der Atmung und des Kreislaufs, näher eingegangen.

4. Hinsichtlich der Exkretspeicherung während des Trockenschlafs ist besonders bemerkenswert, daß zusätzlich zur lange bekannten Speicherung von Harnsäure nach Untersuchungen der letzten Jahre in einzelnen Fällen offenbar auch Harnstoff in nennenswerten Mengen gespeichert werden kann und daß auch gasförmiges Ammoniak von trockenschlafenden Schnecken abgegeben werden kann.

5. Die Reduktion des Wasserverlustes während der Aestivation dürfte hauptsächlich von der Oberfläche des Mantelkragens geleistet werden. Darüber hinaus wird eingehender der Frage nach der Funktion der verschiedenen Aufhänge- und Verschlußhäute nachgegangen.

6. Das Kalzium der Schale dient mit einiger Sicherheit während des Trockenschlafs zur Pufferung saurer Substanzen, die im intermediären Stoffwechsel anfallen, weshalb auch dem Stoffwechsel des Ca breiterer Raum gewidmet wurde.

Literatur

Abe, Y. and al., 1954: Measurements of biochemical deposition of Ca^{++} on Oyster shell. J. Sci. Hirosh. Uni., A *18*: 249.

Abeloos, M., 1943: Effets de la castration chez mollusques. C.R. Acad. Sci., Paris 216: 90—91.

Abolins-Krogis, A., 1963: The histochemistry of the mantle of Helix pomatia in relation to the repair of the demaged shell. Arkiv. Zool. *15*: 461.

— 1963: The morphological and chemical basis of the initiation of calcification in the regenerating shell of Helix pomatia. Acta Uni. Upsal. *20*: 1.

— 1965a: The histochemistry of the hepatopancreas of Helix pomatia (L.) in relation to the regeneration of the shell. Arch. Zool. *13*: 159—202.

— 1965b: Electron microscope observations on calcium cells in the hepatopancreas of the snail, Helix pomatia (L.). Ark. Zool. 2. Ser., *18*: 85—91.

— 1968: Shell regeneration in Helix pomatia with special reference to the elementary calcifying particles. Symp. Zool. Soc. London, *22*: 75.

Andrewartha, H. G., 1956: The measurement of moisture in the environments of animal that can live in dry places. Climatology and Microclimatology, Proceedings of the Canberra Symposium.

Arvanitaki, A. and H. Cardot, 1932: Sur les variations de la concentration du milieu intérieur chez les mollusques terrestres. J. Physiol. Path. gén. *30*: 577—592.

Aubry, R., 1961: Etude de l'hermaphrodisme et de l'action pharmacodynamique des hormones de vértebrés chez les gastéropodes pulmonés. Arch. Anat. micro. Morph. exp. *50*: 521—602.

Bäcker, R., 1932: Die Mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren. Ergebn. Anat. Entw. Gesch. *29*: 449—585.

Badman, D. G., 1971: Nitrogen excretion in two species of pulmonate land snails. Comp. Biochem. Physiol. *38*: 663—673.

Bailey, T. G., 1971: Osmotic pressure and pH of slug haemolymph. Comp. Biochem. Physiol. A, *40*: 83—88.

Baker, H. B., 1958: Land snail dispersal. Nautilus *71*.

Baldwin, E. and J. Needham, 1934: Problems of nitrogen catabolism in invertebrates. I. The snail (Helix pomatia). Biochem. J. *29*: 1538—1546.

BALDWIN, E. and D. J. BELL, 1938: Preliminary investigation of galactogen from the albumen gland of Helix pomatia. J. Chem. Soc. 1938: 1461 bis 1465.

BANI, G., 1963: Struttura e ultrastruttura dell'epatopancreas di Eobania vermiculata (MÜLLER). Monit. Zool. ital. *70/71*: 386—407.

BARFURTH, D., 1883: Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. mikrosk. Anat. *22*: 473—524.

BARNES, H. F. and J. W. WEIL, 1944: Slugs in gardens: their numbers, activities and distribution. I. J. Animal Ecology *13*: 140—175.

— 1945: Slugs in gardens: their numbers, activities and distribution. II. J. Animal Ecology *14*: 71—105.

BAYNE, C. J., 1967: Studies on the composition of extracts of the reproductive glands of Agriolimax reticulatus, the grey field slug (Pulmonata, Stylommatophora). Comp. Biochem. Physiol. *23*: 761—773.

BAYNE, R. A. and F. E. FRIEDL, 1968: The production of externally measurable ammonia and urea in the snail, Lymnaea stagnalis jugularis Say. Comp. Biochem. Physiol. *25*: 711—717.

BELLION, M., 1909: Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'escargot, Helix pomatia. Ann. Univ. Lyon (N. S.) *27*: 1—136.

BENTHE, H. F., 1954: Über die Temperaturabhängigkeit neuromuskulärer Vorgänge. Z. vergl. Physiol. *36*: 327.

BIEDERMANN, W. und P. MORITZ, 1899: Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sog. „Leber" der Mollusken. Pflügers Archiv *75*.

BIERBAUER, J., 1957: Untersuchungen über die Regeneration und Histologie von Helix pomatia. Acta biol. (Budapest) *7*: 419.

BIERBAUER, J. and L. J. TÖRÖK, 1968: Histophysiological study of the optic tentacle in pulmonates. I. Histological examination of the optic tentacle with special regard to the morphology of the collar and lateral cells. Acta biol. Acad. Sei. Hung. *19*: 133—143.

BLAŽKA, P., 1955: Temperaturadaption des Gesamtmetabolismus bei der Weinbergschnecke, Helix pomatia (L.). Zool. Jb., Abt. allg. Zool. und Physiol. *65*: 430—438.

BLINN, W. C., 1964: Water in the mantle cavity of land snails. Physiol. Zool. (Chicago) *37*: 329—337.

BOCKENDAHL, H., 1962: Untersuchungen an der Acetylcholinesterase des Blutes von Helix pomatia. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. *328*: 97—107.

BOCKENDAHL, H. und T. M. MÜLLER, 1964: Untersuchungen an der Acetylcholinesterase des Blutes von Helix pomatia. IV. Die Wirkung von Dioxan, Aceton, Formamid auf die Fermentaktivität. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. *338*: 51—62.

— 1965a: Untersuchungen an der Acetylcholinesterase. VI. Das Vorkommen weiterer acetylcholinspaltender Esterasen in Helix pomatia. Hoppe Seylers Z. physiol. Chem. *343*: 79—85.

— 1965b: Untersuchungen an der Acetylcholinesterase. V. Isolierung des Ferments aus dem Blut von Helix pomatia. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. *341*: 185—191.

BOER, H. H., J. W. SLOT and J. VAN ANDEL, 1968: Electron microscopical

observations on the relation between mediodorsal bodies and neurosecretory cells in the basommatophoran snails Lymnaea stagnalis, Ancylus fluviatilis, Australorbis glabratus and Planorbarius corneus. Z. Zellforsch. *87*: 435—450.

BOJE, R., 1965: Die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum von Mytilus edulis L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. Kieler Meeresforsch. *21*: 81—100.

BONAVITA, D., 1961: Conditions de la production de l'épiphragme chez quelques Mollusques Hélicides. C. R. Acad. Sci. Paris *253*: 3101—3102.

BORDEN, M. A., 1931: A study of the respiration and of the function of hemoglobin in Planorbis corneus and Arenicola marina. J. Marine Biol. Assoc. U. K. *17*: 709—738.

BOETTGER, C. R., 1944: Basommatophora, in: GRIMPE, G. und E. WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee. Becker und Erler, Leipzig 1944.

BOVBJERG, R. V., 1968: Responses to food in lymnaeid snails. Physiol. Zool. (Chicago) *41*: 412—423.

BRAND, T. v., 1931: Der Jahreszyklus im Stoffbestand der Weinbergschnecke Helix pomatia. Z. Vergl. Phys. *14*: 200—264.

BRAND, T. v., 1946: Anaerobiosis in invertebrates. Biodynamica 1946: 328.

BRAND, T. v., H. D. BAERNSTEIN und B. MEHLMANN, 1950: Studies on the anaerobic metabolism and the aerobic carbohydrate consumption of some freshwater snails. Biol. Bull., Woods Hole *98*: 266—276.

BRAND, T. v. and al., 1950: Postanaerobic and preanaerobic metabolism of snails. Biol. Bull. *98*: 266—276.

BRAND, T. v. and B. MEHLMANN, 1953: Relations between pre- and postanaerobic oxygen consumption and oxygen tension in some freshwater snails. Biol. Bull. *104*: 301—312.

BRAND, T. v., P. MCMAHON and M. C. NOLAN, 1957: Physiological observations on starvation and desiccation of the snail Australorbis glabratus. Biol. Bull. *113*: 89—102.

BRAND, T. v., 1972: Parasitenphysiologie. G. Fischer, Stuttgart.

BROCKMEIER, H., 1903: Wie gewinnen unsere Landschnecken den Kalk für ihr Gehäuse? Naturfreund, Witten a. d. Ruhr.

— 1929: Landschnecken mit Gehäuse als Reagens auf kohlensauren Kalk. Natur und Museum *59*: 254.

BULLOCK, T. H., 1955: Compensation for temperature in the metabolism and activity of Poikilothermes. Biol. Rev. *30*: 311—342.

BURTON, R. F., 1964: Variations in the volume and concentration of the blood of the snail, Helix pomatia, in relation to the water content of the body. Can. J. Zool. *42*: 1085—1097.

— 1965a: Possible factors limiting the concentration of the haemocyanin in the blood of the snail, Helix pomatia. Can. J. Zool. *43*: 433—438.

— 1965b: Sodium, potassium and magnesium in the blood of the snail, Helix pomatia (L.). Physiol. Zool. *38*: 335—342.

— 1965: Relationships between the cation contents of slime and blood in the snail Helix pomatia (L.). Comp. Biochem. Physiol. *15*: 339—345.

— 1966: Aspects of ionic regulation in certain terrestrial Pulmonata. Comp. Biochem. Physiol. *17*: 1007—1018.

— 1968a: Ionic regulation in the snail Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. *25*: 501—508.

BURTON, R. F., 1968b: Ionic balance in the blood of pulmonata. Comp. Biochem. Physiol. *25*: 509—516.

BURTON, R. F., 1969: Buffers in the blood of the snail, Helix pomatia (L.). Comp. Biochem. Physiol. *29*: 919—930.

— 1970: Tissue buffering in the snail, Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. *37*: 193—203.

— 1971a: Natural variations in cation levels in the blood of three species of land snails (Pulmonata, Helicidae). Comp. Biochem. Physiol. A, *39*: 267—275.

— 1971: Concentrations of cations in the blood of some terrestrial snails. Comp. Biochem. Physiol. A, *39*: 875—878.

CADARU, M. and V. BELADAN, 1968: Contributions to the knowledge of neurosecretion in Xerophila obvia Kimakovicz (Helicidae). Studia Univ. Babes-Bolyai, Ser. Biol. *13*: 87—95.

CHAISEMARTIN, C., 1969: Controle neuroendocrinieu du renouvellement hydrosodique chez Limnaea limosa (L.). C. R. Soc. Biol. Paris *162*: 1994—1998.

CAMPBELL, J. and S. BISHOP, 1963: Urea synthesis in invertebrates: (^{14}C)-urea formation in the land snail and earthworm. Biochim. biophys. Acta *77*: 149—152.

CAMPBELL, J. W. and K. V. SPEEG jr., 1968a: Tissue distribution of enzymes of arginine biosynthesis in terrestrial snails. Z. vergl. Physiol. *61*: 164—175.

— 1968b: Arginine biosynthesis and metabolism in terrestrial snails. Comp. Biochem. Physiol. *25*: 3—32.

— 1969: Ammonia and biological deposition of Calcium Carbonate. Nature *224*: 725.

CAMPION, M., 1961: The structure and function of the cutaneous glands in Helix aspersa. Quart. J. Micr. Sci. *102*: 195—216.

CARPENTER, D. O., 1967: Temperature effects on pacemaker generation, membrane potential and critical firing threshold in Aplysia neurons. J. Gen. Physiol. *50*: 1469—1484.

CHEN, C. and J. AWAPARA, 1969a: Intracellular distribution of enzymes catalyzing succinate production from glucose in Rangia mantle. Comp. Biochem. Physiol. *30*: 727—737.

— 1969b: Effect of oxygen on the end-products of glycolysis in Rangia cuneata. Comp. Biochem. Physiol. *31*: 395—401.

CHOQUET, M., 1964: Culture organotypique des gonades de Patella vulgata (L) (Mollusque Gastéropode Prosobranche). C. R. Acad. Sci. Paris *258*: 1089—1091.

CLARK, A. M., 1957: The distribution of carbonic anhydrase in the snail. Austral. J. Sci. *19*: 5.

COLES, G. C., 1968: The termination of estivation in the large freshwater snail Pila ovata (Ampullariidae). I. Changes in oxygen uptake. Comp. Biochem. Physiol. *25*: 517—522.

— 1969a: The termination of estivation in the large freshwater snail Pila ovata. II. In vitro studies. Comp. Biochem. Physiol. *29*: 373—381.
— 1969b: Isoenzymes of snail livers. I. Hydrolysing enzymes and peroxidase. Comp. Biochem. Physiol. *29*: 403—411.
COLLIP, J. B., 1920: Studies on molluscan coelomic fluid. Anaerobic respiration in Mya arenaria. J. Biol. Chem. *45*: 23—49.
— 1921: A further study of the respiratory processes in Mya arenaria and other marine molluscs. J. Biol. Chem. *49*: 297—310.
COMFORT, A., 1957: The duration of life in molluscs. Proc. Malacol. Soc. London *32*: 219—241.
CONWAY, A. F., R. E. BLACK and J. B. MORILL, 1969: Uric acid synthesis in embryos of the pulmonate pond snail, Lymnaea palustris: evidence for a unique pathway. Comp. Biochem. Physiol. *30*: 793—802.
CRENSHAW, M. A. and J. M. NEFF, 1969: Decalcification at the mantle-shell interface in molluscs. Amer. Zool. *9*: 881—885.
DAHR, E., 1927: Studien über die Respiration der Landpulmonaten. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2. *23*: 1—120.
DAINTON, B. H., 1954: The activity of slugs. I. The induction of activity by changing temperatures. J. Exp. Biol. *31*: 165—187.
— 1954: The activity of slugs: II. The effect of light and air currents. J. Exp. Biol. *31*: 188—197.
DANIELS, J. M. and K. B. ARMITAGE, 1969: Temperature acclimation and oxygen consumption in Physa hawnii Lea (Gastropoda: Pulmonata). Hydrobiologia (Den Haag) *33*: 1—13.
DAVID, H. und J. GÖTZE, 1963: Elektronenmikroskopische Befunde an der Mitteldarmdrüse von Schnecken Z. mikr.-anat. Forsch. *70*: 252—272.
DAXL, R., 1969: Beobachtungen zur diurnalen und saisonellen Aktivität einiger Nacktschneckenarten. Z. angew. Zool. *56*: 357—370.
DEGNER, E., 1928: Über das Fleisch und Kalkbedürfnis von Cepaea nemoralis. Arch. Molluskenkunde *60*: 209—213.
DE JORGE and al., 1969: Variations in nitrogenous compounds in the urine of Strophocheilus (Pulmonata: Mollusca) with different diets. Experientia (Basel) *25*: 614—615.
DEWITT, R. M., 1967: Stimulation of egg production in a physid and a lymnaeid snail. Malacologia *5*: 445.
DEXHEIMER, L., 1951: Beiträge zum Kalkstoffwechsel der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Zool. Jb. Physiol. *63*: 129—152.
DIGBY, P. S. B., 1968: The mechanisms of calcification in the molluscan shell. Symp. Zool. Soc. London *22*: 93.
DOTTERWEICH, H. und E. ELSSNER, 1935: Die Mobilisierung des Schalen-Kalkes für die Reaktionsregulation der Muscheln (Anodonta cygnaea). Biol. Zbl. *55*: 138—163.
DOUGLAS, W. W., 1967: Stimulus-secretion coupling in the Adrenal medulla and the neurohypophysis: Cellular mechanism of release of Catecholamines and posterior pituitary hormones. In: Neurosecretion (Stutinsky ed.). Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1967: 178—190.
DUERR, F. G., 1967: The uric acid content of several species of prosobranch and pulmonate snails as related to nitrogen excretion. Comp. Biochem.

Physiol. *22*: 333—340.
— 1968: Excretion of ammonia and urea in seven species of marine prosobranch snails. Comp. Biochem. Physiol. *26*: 1051—1059.
DUGAL, L. P., 1939: The use of calcareous shell to buffer the product of anaerobic glykolysis in Venus mercenaria. J. cell. Comp. Phys. *13*: 235—251.
DUPAUL, W. D. and K. L. WEBB, 1971: Anhäufung freier Aminosäuren im isolierten Kiemengewebe von Mya arenaria (Bivalvia, Mollusca). Arch. Int. Physiol. *79*: 327—336.
DURNING, C. W., 1957: Repair of a defect in the shell of the snail Helix aspersa. J. bone joint surg. *39A*: 377.
DUVAL, M., 1929: La teneur en gaz carbonique du sang de l'escargot Helix pomatia, au cours de cycle annuel. CR. Acad. Sci. *188*: 104.
— 1930: Ann. physiol. et physiochimie biol. *6*: 346.
ECKSTEIN, B. and M. ABRAHAM, 1959: Succinic dehydrogenase activity in the estivating and active snails (Helix) Levantina hierosolyma. Physiol. Zool. *32*: 210—212.
EMERSON, D. N., 1967: Carbohydrate oriented metabolism of Planorbis corneus (Mollusca, Planorbidae) during starvation. Comp. Biochem. Physiol. *22*: 571—579.
ENDEAN, R., 1972: Aspects of Molluscan Pharmacology. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 421—466.
FERRERI, E., 1962: Biochemische Untersuchungen über das proteolytische Enzym des Darmsaftes von Helix pomatia (L.). Z. vergl. Physiol. *45*: 322—328.
FILHOL, J., 1937: La cellule hépatique d'absorption chez quelques gastéropodes pulmonés. Arch. Anat. Micr. *33*: 95—106.
FISCHER, M. P. H., 1931: Récherches sur la vie ralentie de l'escargot (Helix pomatia). J. Conch. Paris *75*: 5—100; 111—200.
FLORKIN, M., 1966: Nitrogen metabolism. In: WILBUR, K. M. und C. M. YONGE: Physiology of Mollusca II: 309—351. 1966. Academic Press, N. Y. und London.
FLORKIN, M. and S. BRICTEUX-GREGOIRE, 1972: Nitrogen metabolism in molluscs. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology: VII. Mollusca: 301—348. Academic Press, N. Y. and London.
FLÖSSNER, W., 1915: Die Schalenstruktur von Helix pomatia. Z. wiss. Zool. *113*: 546—577.
— 1915: Zur Biologie, Struktur und Bildungsweise des Winterdeckels von Helix pomatia. Zool. Anz. Leipzig *45*: 337—346.
FOURNIÉ, J. et M. CHETAIL, 1969: Physiologie de l'organe de perforation de Purpura lapillus: role de l'anhydrase carbonique. Proc. 3rd Europ. Malac. Congr., Malacologia *9*: 265.
FREEMAN, J. A. and K. M. WILBUR, 1948: Carbonic anhydrase in molluscs. Biol. Bull. *94*: 55—59.
FREEMAN, J. A., 1960: Influence of carbonic anhydrase inhibitors on shell growth of a fresh-water snail, Physa heterostropha. Biol. Bull. *118*: 412.
FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1962: British prosobranch molluscs. Roy.

Soc. London *68*: 134.
FRETTER, V. ed., 1968: Studies in the structure, physiology and ecology of molluscs. Academic Press, London.
FRICK, W., 1965: Der Kalziumstoffwechsel bei Helix pomatia unter dem Einfluß wechselnder CO_2-Atmosphären. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Bd. *41*: 95–120.
FRÖMMING, E., 1953: Ein Beitrag zur Frage des Kalkstoffwechsels unserer Süßwasserschnecken. Z. Naturforsch. *8b*: 259.
— 1954: Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Duncker und Humboldt, Berlin.
— 1962: Das Verhalten unserer Schnecken zu den Pflanzen ihrer Umgebung. Duncker und Humboldt, Berlin.
FÜSSER, H. und F. KRÜGER, 1951: Vergleichende Versuche zur Atmungsphysiologie von Planorbis corneus und Lymnaea stagnalis (Gastropoden, Pulmonaten). Z. vergl. Physiol. *33*: 14–52.
GEBHARDT-DUNKEL, E., 1953: Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. Phys. Tiere *64*: 235–266.
GELINEO, S. and M. KOLENDIC, 1953: Influence du milieu thermique d'adaption sur la dépense d'oxygène chez l'escargot Helix pomatia. Bull. Acad. Serb. Sci. *12*: 39–43.
GERSCH, M., 1964: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Geest und Portig, Leipzig.
GHIRETTI, F., 1966: Respiration. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca II: 175–208.
GHIRETTI, F. and A. GHIRETTI-MAGALDI, 1972: Respiratory proteins in molluscs. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 201–217.
GILLES, R., 1972: Biochemical ecology of mollusca. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 467–499.
GODDARD, C. K., 1960: A study of the reproductive tract of Helix aspersa Müller after partial gonadectomy. Austral. J. Biol. Sci. *13*: 378–386.
GODDARD, C. K. and A. W. MARTIN, 1966: Carbohydrate metabolism. In: Physiology of Molluscs (ed. Wilbur and Yonge) I: 275–308.
GORF, A., 1961: Untersuchungen über Neurosekretion bei der Sumpfdeckelschnecke Vivipara vivipara (L.). Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol. *69*: 379.
— 1963: Der Einfluß des sichtbaren Lichtes auf die Neurosekretion der Sumpfdeckelschnecke Vivipara vivipara (L.). Zool. Jb. Allg. Zool. und Physiol. *70*: 266–277.
GORZKOWSKI, B., 1969: Utilization of ^{14}C-labelled purine precursors from uric acid synthesis in Helix pomatia. Acta Biochim. pol. *16*: 193–200.
GOTTFRIED, H. and O. LUSIS: Steroids of invertebrates: the in vitro production of 11-ketotestosterone and other steroids by the eggs of the slug, Arion ater rufus (L.). Nature (London) *212*: 1488–1489.
GOTTFRIED, H., R. I. DORFMAN and P. E. WALL, 1967: Steroids of invertebrates: production of oestrogens by an accessory reproductive tissue of the slug Arion ater rufus (L.). Nature (London) *215*: 409–410.

GOUDSMIT, E. M., 1972: Carbohydrates and carbohydrate metabolism in Mollusca. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 219—243.

GRAINGER, J. N. R., 1969: Heat death in Arianta arbustorum. Comp. Biochem. Physiol. *29*: 665—670.

GREGOIRE, CH., 1967: Sur la structure des matrices organique des coquilles de mollusques. Biol. rev. *42*: 653.

GROSSU-MOISA, D., 1969: Influenta temperaturii asupra metabolismului energetic la melcul de livada (Helix pomatia [L.]). Studii si cercetari de Biologie, Ser. Zool. *21*: 327—336.

GRÜNBAUM, S., 1913: Sur la cellule Calcigere et ses corpuscles dans le ovie d'Helix. C. R. Soc. Biol. (Paris) *75*: 208—210.

GUARDABASSI, A. und E. FERRERI, 1952: L'assorbimento del lipidi nell'intestino di Helix pomatia. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim. 27.

GUYARD, A., 1969: Autodifferenciation femelle de l'èlanche gonadique de l'escargot Helix aspersa Müller cultivée sur milieu anhormonal. C. R. Acad. Sci. (Paris), Sér. D *268*: 966—969.

HAGGAG, G. and Y. FOUAD, 1968: Comparative study of nitrogenous excretion in terrestrial and fresh-water gastropods. Z. vergl. Physiol. *57*: 428—431.

HAESER, S. J. and F. B. DE JORGE, 1971: Anoxic anoxia in Strophocheilus (Pulmonata; Mollusca). Comp. Biochem. Physiol. *38*: 753—757.

HEKSTRA, G. P. and J. LEVER, 1960: Some effects of ganglion exstirpations in Lymnaea stagnalis. Proc. kon. ned. Acad. Wet., Ser. *C. 63*: 271—281.

HERLANT-MEEWIS, H. and J. J. VAN MOL, 1959: Phénomènes neurosécrétoires chez Arion rufus et A. subfuscus. C. R. Acad. Sci. Paris *249*: 321—322.

HERZBERG, F. and A. HERZBERG, 1962: Observations on reproduction in Helix aspersa. Amer. Midland Natural. *68*: 297—306.

HESS, O., 1964: Die Haut der Mollusken. Stud. gen. *17*: 161.

HESSE, O., 1910: Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. Z. allg. Physiol. *10*: 273—340.

HILL, R. B. and J. H. WELSH, 1966: Heart, Circulation and Blood Cells. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca II: 126—174.

HIRSCH, G. C., 1917: Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. I. Makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. Physiol. *35*: 357—504.

— 1918: Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. Biol. Zbl. *38*: 41—100.

HIRSCH, G. CH. und W. JACOBS, 1929: Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von Astacus leptodactylus. I. Methodik und Technik. Der Beweis der Periodizität. Z. vergl. Physiol. *8*: 102—144.

HOCHACHKA, P. W. and G. N. SOMERO, 1968: The adaption of enzymes to temperature. Comp. Biochem. Physiol. *27*: 659—668.

HOGBEN, L. and R. L. KIRK, 1944: Studies on temperature regulation. I. The Pulmonate and Oligochaeta. Proc. Roy. Soc. B. *132*: 239—252.

HOLTZ, F. und T. v. BRAND, 1940: Quantitative studies upon some blood constituents of Helix pomatia. Biol. Bull. *79*: 423—431.

HORA, S. L., 1928: Hibernation and aestivation in gastropod molluscs. Rec. Ind. Mus. *30*: 357—373.

HORNE, F. R. and G. BARNES, 1970: Reevaluation of urea biosynthesis in prosobranch and pulmonate snails. Z. vergl. Physiol. *69*: 452—457.

HORNE, F. and V. BOONKOOM, 1970: The distribution of the ornithine cycle enzymes in twelve gastropods. Comp. Biochem. Physiol. *32*: 141—153.

HORNE, F. R., 1971: Accumulation of urea by a pulmonate snail during estivation. Comp. Biochem. Physiol. *38*: 565—570.

HÖRSTADIUS, S., 1933: Einige Untersuchungen über die Eiweißverdauung bei Gastropoden. Biol. Zbl. *53*: 645—650.

HORSTMANN, H. J., 1956: Der Galactogengehalt der Eier von Lymnaea stagnalis während der Embryonalentwicklung. Biochem. Z. *328*: 342 bis 347.

— 1965: Untersuchungen zum Galactogen-Stoffwechsel der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). III. Der Abbau des Galactogens bei jungen Tieren. Z. Biol. *115*: 133—155.

HOWES, N. H. und G. P. WELLS, 1934a: The water relations of snails and slugs. I. Weight rhythms in Helix pomatia L. J. Exp. Biol. *11*: 327—343.

— 1934 b: The water relations of snails and slugs. II. Weight rhythms in Arionater L. und Limax flavus L. J. Exp. Biol. *11*: 344—351.

HUNGER, J. und H. J. HORSTMANN, 1968: Sauerstoffverbrauch und Aktivität einiger Enzyme des Kohlenhydrat-Stoffwechsels während der Embryonalentwicklung der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Z. Biol. *116*: 90—104.

HUNTER, W. R., 1964: Physiological aspects of ecology in nonmarine molluscs. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca I: 83—126.

HYMAN, L. H., 1967: The invertebrates VI: Mollusca I. Mc Graw-Hill Book Comp. N. Y. Sydney.

IMHOF, G., 1972: Untersuchungen über Lebenszyklus und Wachstum einiger Süßwasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Bedeutung von Temperatur und Photoperiode. Diss. Wien.

JEZEWSKA, M., GORZKOWSKY, B. and J. HELLER, 1963: Nitrogen compounds in snail Helix pomatia excretion. Acta biochem. Polon. *10*: 55—65.

JEZEWSKA, M., 1968: The presence of uric acid, xanthine and guanine in the haemolymph of the snail (Helix pomatia) (Gastropoda). Bull. Acad. pol. Sei., Sér. Sci. biol. *16*: 73—76.

JEZEWSKA, M. M. and T. SAWICKA, 1968: Purine and pyrimidine compounds in the albumen gland of Helix pomatia (Gasteropoda) during hibernation and in the feeding periods. Bull. Acad. pol. Sci. Sér. Sci. biol. *16*: 197—201.

JONES, J. D., 1961: Aspects of respiration in Planorbis corneus and Lymnaea stagnalis L. (Gastropoda; Pulmonata). Comp. Biochem. Physiol. *4*: 1—29.

JULLIEN, A. et J. RIPPLINGER, 1953: Sur les corrélations fonctionelles existant entre les système respiratoire et circulatoire chez l'escargot (Helix pomatia). C. r. Soc. Biol. Paris *147*: 826.

JULLIEN, A., J. CARDOT, J. RIPPLINGER et M. JOLY, 1959: Revue générale sur la régulation cardiaque chez les invertèbrés. Hypothèses récentes. Ann. Scient. Univ. de Besancon, 2e ser., Zool. et Physiol. fasc *12*: 67—82.

KADO, Y., 1960: Studies on shell formation in molluscs. J. of Sei. Hir. Univ. B, 1, *19*: 163.

KASPRZAKOWA, L., L. OBUCHOWICZ, J. MICHEJDA and T. ZERBE, 1961: Der Atmungsstoffwechsel der Schnecke Helix pomatia II. Pozn. Towarzy. Przyjac. Nauk. Wydz. nat.-pryr. *25*: 27—39.

KERKUT, G. A. and M. S. LAVERACK, 1957: The respiration of Helix pomatia, a balance sheet. J. exp. Biol. *34*: 97—105.

KERKUT, G. A. and R. M. A. P. RIDGE, 1962: The effect of temperature changes on the activity of the neurones of the snail Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. *5*: 283—295.

KINGSTON, N. 1966: Observations on the laboratory rearing of terrestrial molluscs. Amer. Midland. Natural *76*: 528—532.

KIRBERGER, C., 1953: Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei verschiedenen Wirbellosen. Z. vergl. Physiol. *35*: 175—198.

KLEKOWSKI, R., 1959: Die Resistenz gegen Austrockung bei einigen Wirbellosen aus astatischen Gewässern. Vortrag XIV. Int. Limnologenkongreß, Wien.

— 1959b: Przezywalność wysychajacych ślimaków Planorbis planorbis L. w zalezności ad niektórych warunkow śwodowiska. Polskie Archiwum Hydrobiologii, TOM V (XVIII), Nr. *2*: 71—89.

KLEKOWSKI, R. Z., 1961: Survival of Planorbis corneus (L.). and other snails in diluted sea-water and during the following desiccation. Polskie Arch. Hydrobiol. *9*: 383—406.

KOOPMANS, J. J. C., 1970: Cellulases in molluscs I. The nature of cellulases in Helix pomatia and Cardium edule. Netherl. J. Zool. *20*: 445—463.

KOTHBAUER, H., 1972: Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und postembryonalen Entwicklung der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., m.-n. Kl., I, *180*: 65—86.

— 1972a: Größe und Anti-AHP-Gehalt der Eiweißdrüsen von Weinbergschnecken (Helix pomatia L.) zu verschiedenen Jahreszeiten. Acta biol. med. germ. *28*: 845—848.

KOTHBAUER, H., H. NOPP und H. SCHENKEL-BRUNNER, 1972: Haemagglutinine aus Schnecken: Auswirkung der Amputation der Augententakel, Einfluß des Entwicklungszustandes des Genitaltraktes. Immuninf. *2*: 19—22.

KRAHELSKA, M., 1910: Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jenaer Z. Naturwiss. *46*: 363—444.

— 1913: Drüsenstudien. Histologischer Bau der Schneckeneiweißdrüse und die in ihr durch Einfluß des Hungers, der funktionellen Erschöpfung und der Winterruhe hervorgerufenen Veränderungen. Arch. Zellforsch. *9*: 552—622.

KRIJGSMAN, B. J., 1925: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia — 1. Die natürlichen Bedingungen. Z. vergl. Physiol. *2*: 264—296.

— 1929: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia — 2. Sekretion, Resorption und Phagocytose. Z. vergl. Physiol. *8*: 187 bis 280.

KUHLMANN, D., 1963: Neurosekretion bei Heliciden (Gastropoda). Z. Zellforsch. *60*: 909—932.

— 1966: Der Dorsalkörper der Stylommatophoren (Gastropoda). Z. wiss. Zool. *173*: 218—231.

KUHLMANN, D. und A. NOLTE, 1967: Spermiogenese, Eireifung und Neurosekretion. Untersuchungen an der Weinbergschnecke Helix pomatia L. Gastropoda. Z. wiss. Zool. *176*: 271—286.

KÜHNELT, W., 1930: Bohrmuschelstudien I. Palaeobiologica *3*: 53.

— 1932: Über Kalklösung durch Landschnecken. Zool. Jb. Systematik *63*: 131—144.

— 1933 a: Wie beschafft sich die Schnecke den Baustoff für ihre Schale? Nat. und Mus. *63*: 27—32.

— 1933 b: Über chemische Gesteinsbearbeitung durch Tiere. Forsch. und Fortschr. *9*: 25.

— 1933 a: Bohrmuschelstudien II. Palaeobiologica *5*: 371.

— 1938: Beziehungen zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste. Zool. Anz. *124*: 182—190.

— 1955: Typen des Wasserhaushalts der Tiere. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I., *164*: 49—64.

— 1965: Grundriß der Ökologie. G. Fischer, Jena.

KÜNKEL, K., 1916: Zur Biologie der Lungenschnecken. Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Heidelberg.

LAGERSPETZ, K. Y. H. and R. TIRRI, 1968: Transmitter substances and temperature acclimation in Anodonta (Pelecypoda). Ann. zool. fenn. *5*: 396—400.

LAGERSPETZ, K. Y. H., H. IMPIVAARA and K. SENIUS, 1970: Acetylcholine in the thermal resistance acclimation of the ciliary activity in the gills of Anodonta. Comp. gen. Pharmacol. *1*: 236—240.

LAGERSPETZ, K. Y. H., 1972: Temperature acclimation and adaptive changes in the nervous system. Vortrag Temp. Symp. Obergurgl.

LANG, A., 1910: Über den Herzschlag von Helix pomatia L. während des Winterschlafes. Festschrift 60. Geb. R. Hertwig III. 1—14. Jena.

LANZA, B. und E. MURA, 1957: Decalcificazione e recalcificazione della limacella in Milax gagates. Monit. Zool. *64*: 149.

LAVIOLETTE, P., 1950: Role de la gonade dans la morphogénèse du tractus génitale chez quelques mollusques Limacidae et Arionidae. C. R. Acad. Sci. Paris *231*: 1567—1569.

LEE, TH. W. and J. W. CAMPBELL, 1965: Uric acid synthesis in the terrestrial snail, Otala lactea. Comp. Biochem. Physiol. *15*: 457—468.

LEVER, J. and J. JOOSSE, 1961: On the influence of the salt content of the medium on some special neurosecretory cells in the lateral lobes

of the cerebral ganglia of Lymnaea stagnalis. Proc. kon. ned. Akad. Wet. C. *64*: 630—639.

LEVER, J., J. JANSEN and T. A. DE VLIEGER, 1961: Pleural ganglia and water balance in the fresh-water pulmonate Lymnaea stagnalis. Proc. kon. ned. Akad. Wet. *C 64*: 531—542.

LEWIS, R. D., 1969 a: Studies on the locomotor activity of the slug Arion ater (Linnaeus). I. Humidity, temperature and light reactions. Malacologia *7*: 295—306.

— 1969 b: Studies on the locomotor activity of the slug Arion ater (Linnaeus). II. Locomotor activity rhythms. Malacologia *7*: 307—312.

LIEBSCH, W., 1929: Über die Atmung einiger Heliciden. Zool. Jb. Allg. Zool. und Physiol. *46*: 161—208.

LINTON, S. N. and J. W. CAMPBELL, 1962: Studies on urea enzymes in the terrestrial snail Otala lactea. Arch. Biochem. Biophys. *97*: 360—369.

LITTLE, C., 1968: Aestivation and ionic regulation in two species of Pomacea (Gastropoda, Prosobranchia). J. exp. Biol. *48*: 569—585.

LUSTIG, B., T. ERNST und E. REUSS, 1937: Die Zusammensetzung des Blutes von Helix pomatia bei Sommer- und Wintertieren. Biochem. Z. *290*: 95—98.

LYNCH, J. J., 1966: The physical environments and aestivation in Lymnaea tomentosa (Pfeiffer). Aust. J. Zool. *14*: 65—71.

MAAS, J. A., 1939: Über die Atmung von Helix pomatia L. Z. vergl. Physiol. *26*: 605—610.

MACHIN, J., 1962: The water relations of snail integument. Thesis for Ph. D., University of London.

— 1964a: The evaporation of water from Helix aspersa. I. The nature of the evaporating surface. J. exp. Biol. *41*: 759—769.

— 1964b: The evaporation of water from Helix aspersa. II. The measurements of air flow and the diffusion of water vapour. J. exp. Biol. *41*: 771—781.

— 1964c: The evaporation of water from Helix aspersa. III. The application of evaporation formulae. J. exp. Biol. *41*: 783—792.

— 1965: Cutaneous regulation of evaporative water loss in the common garden snail Helix aspersa. Naturwiss. *52*: 18.

— 1966: The evaporation of water from Helix aspersa. IV. Loss from the mantle of the inactive snail. J. exp. Biol. *45*: 269—278.

— 1967: Structural adaption for reducing water-loss in three species of terrestrial snails. J. Zool. Lond. *152*: 55—65.

— 1968: The permeability of the epiphragm of terrestrial snails to water vapor. Biol. Bull. *134*: 87—95.

MARQUES, M. and S. PEREIRA, 1970: Seasonal variations in blood glucose and glycogen levels of some tissues of Strophocheilus oblongus (Mollusca, Gastropoda). Rev. bras. Biol. *30*: 43—48.

MARTIN, A. W. and F. M. HARRISON, 1966: Excretion. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca II: 353—387.

MARTIN, A. W., D. M. STEWART and F. M. HARRISON, 1965: Urine formation in a pulmonate land snail, Achatina fulica. J. Exptl. Biol. *42*: 99—123.

MARTOJA, M., 1964: Development de l'appareil reproducteur chez les Gastéro-

podes Pulmonés. Ann. biol. (Paris): sèr. 4, *3*: 199—232.
— 1972: Endocrinology of Mollusca. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 349—392.
MASON, C. F., 1971: Respiration rates and population metabolism of wood land snails. Oecologia *7*: 80—94.
MATZKE, M., 1965: Über die Trockenresistenz bei Planorbis planorbis. Arch. Molluskenkde *88*.
MAY, F., 1934: Chemische und biologische Untersuchungen über Galaktogen (Biologischer Teil: Der Jahreszyklus im Galaktogen- und Glykogenbestand der Weinbergschnecke). Z. Biol. *95*: 401—430.
— 1934: Chemische und biologische Untersuchungen über Galaktogen (Chemischer Teil). Z. Biol. *95*: 277—297.
MCGEE-RUSSELL, S. M., 1954: A cytological study of tissues concerned in the secretion of shell in the snail Helix. Phil. Thesis, Oxford.
— 1957: Tissues for assessing histochemical methods for calcium. Quart. J. Micr. Sci. *98*: 1—8.
MCMAHON, P., Th. v. BRAND and M. O. NOLAN, 1957: Observations on the polysaccharides of aquatic snails. J. Cell and Comp. Physiol. *50*: 219 bis 240.
MEENAKSHI, V. R., 1956: Physiology of hibernation in the Indian apple-snail Pila virens (Lamarck). Current Science (India) *25*: 321—322.
— 1958: Anaerobic glycolysis in the Indian apple snail, Pila virens. J. Zool. Soc. India *9*: 62—71.
— 1964: Aestivation in the Indian apple snail Pila. I. Adaption in natural and experimental conditions. Comp. Biochem. Physiol. *11*: 379—386.
MEENAKSHI, V. R. and B. T. SCHEER, 1969: Regulation of galactogen-synthesis in the slug Ariolimax columbianus. Comp. Biochem. Physiol. *29*: 841—845.
MEHLMANN, B. and T. v. BRAND, 1951: Further studies on the anaerobic metabolism of some fresh water snails. Biol. Bull. *100*: 199—205.
MEINCKE, K. F., 1972: Osmotischer Druck und ionale Zusammensetzung der Haemolymphe winterschlafender Helix pomatia bei konstanter und sich zyklisch ändernder Temperatur. Z. vergl. Physiol. *76*: 226—232.
MEISENHEIMER, J., 1912: Die Weinbergschnecke. W. Klinkhardt. Leipzig.
MENG, K., 1962: Zur Verknüpfung von Atmung und Kreislauf bei Helix pomatia L. Zool. Jb. Allgem. Zool. und Physiol. *69*: 599—608.
MENON, K. R., 1966: Observations on neurosecretory activity during reproductive period in Oncidium verraculatum Cuv. (Mollusca — Gastropoda — Pulmonata). Gen. comp. Endocr. *7*: 186—190.
MEWS, H. H., 1957: Über die Temperaturadaptation der Sekretion von Verdauungsfermenten und deren Hitzeresistenz. Z. vergl. Physiol. *40*: 345—355.
MITCHELL, P. H., 1912: The oxygen requirements of oysters. Bull. U.S. Bur. Fisheries *32*: 209—222.
MORTON, J. E., 1958: „Molluscs". Hutchinson. London.
MUZZI, E. O. and H. C. W. SKINNER, 1966: Calcit deposition during shell repair by the aragonitic gastropod Murex fulvescens. Science *151*: 201.

NEWELL, G. E., 1964: Ecology of intertidal molluscs. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca I: 59—82.

NEWELL, P. F., 1966: The nocturnal behaviour of slugs. Med. biol. Illustr. *16*: 146—159.

NEWELL, R. C., 1966: Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. Nature (Lond.) *212*: 426—428.

— 1967: Oxidative activity of poikilotherm mitochondria as a function of temperature. J. Zool. (Lond.) *151*: 299—311.

NEWELL, R. C. and V. I. PYE, 1970a: The influence of thermal acclimation on the relation between oxygen consumption and temperature in Littorina littorea (L.) and Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol. *34*: 385—397.

— 1970b: Seasonal changes in the effect of temperature on the oxygen consumption of the winkle Littorina littorea (L.) and the mussel Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol. *34*: 367—383.

NEWELL, R. C. and V. I. PYE and M. AHSANULLAH, 1971a: The effect of thermal acclimation on the heat tolerance of the intertidal prosobranchs Littorina littorea (L.) and Monodonta lineata (Da Costa). J. exp. Biol. *54*: 525—533.

NEWELL, R. C. and V. I. PYE, 1971: Temperature induced variations in the respiration of mitochondria from the winkle, Littorina littorea (L.). Comp. Biochem. Physiol. B, *40*: 249—261.

— 1971b: Quantitative Aspekte des Zusammenhangs zwischen Stoffwechsel und Temperatur bei Littorina littorea (L.) (Littorinidae, Gastropoda). Comp. Biochem. Physiol. B, *38*: 635—650.

— 1972: Environmental factors affecting the acclimatory responses of heterotherms. Vortrag Temperatur-Symposion, Obergurgl.

NOLTE, A. und S. MACHEMER-RHÖNISCH, 1966: Experimentelle Untersuchungen zur Funktion der Dorsalkörper bei Lymnaea stagnalis L. (Gastropoda, Basommatophora). Z. wiss. Zool. *173*: 232—244.

NOLTE, A., H. BREUCKER und D. KUHLMANN, 1965: Cytosomale Einschlüsse und Neurosekret im Nervengewebe von Gastropoden. Untersuchungen am Schlundring von Crepidula fornicata L. (Prosobranchier, Gastropoda) Z. Zellforsch. *68*: 1—27.

NOPP, H., 1967: Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauchs und der Herzschlagrate bei einigen Pulmonaten. Anz. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1964: 37—41.

— 1965: Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauchs und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. *50*: 641—659.

NOPP, H. und A. Z. FARAHAT, 1966: Stoffwechselregulationen bei Geweben von Landschnecken. Anz. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1966: 157—162.

— 1967a: Temperatur und Regulation des Zellstoffwechsels bei winterschlafenden Helix pomatia L. Anz. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1967: 171—175.

— 1967b: Temperatur und Zellstoffwechsel bei Heliciden. Z. vergl. Physiol. *55*: 103—118.

— 1970: Zur Bedeutung der Schutzhäute für den Wasserhaushalt trocken-

schlafender Landschnecken. Anz. Öster. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., 1970: 245–252.
— 1971a: Diskontinuität von Stoffwechsel, Atmung und Kreislauf bei trockenschlafenden Heliciden. Sitzungsber. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, *179*: 1–13.
— 1971b: Einige Wirkungen der Amputation der optischen Tentakel bei einer Landlungenschnecke (Eobania vermiculata, Müller; Helicidae). Experientia *27*: 855.
OBUCHOWICZ, L., L. KASPRZAKOWA, J. MICHEJDA and T. ZERBE, 1961: The respiration metabolism of the snail Helix pomatia. I. Respiratory enzymes. Pozn. Towarzy. Przyjac. Nauk. Wydz. mat.-przyr. *25*: 1–25.
OLDHAM, C., 1929: The influence of lime on the shell of Arianta arbustorum (L.). Proc. Malac. Soc. Lond. *18*: 143–144.
OLIVIER, L. and F. S. BARBOSA, 1956: Observations on vectors of schistosomiasis mansoni kept out of water in the laboratory. II. J. Parasitol. *42*: 277–286.
OWEN, G., 1966: Feeding. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca II: 1–52.
PARNAS, I., 1961: The cellulolytic activity in the snail Levantina hierosolyma Boiss. J. cell. comp. Physiol. *58*: 195–201.
PEIGHTEL, W. E., 1961: Observations on shell regeneration by Triodopsis albolabris. Diss. abstr. 22, 5, 1694.
PELLUET, D. and N. J. LANE, 1961: The relation between neurosecretion and cell differentiation in the ovotestis of slugs (Gastropoda, Pulmonata). Canad. J. Zool. *39*: 789–805.
— 1964: On the hormonal control of cell differentiation in the ovotestis of slugs (Gastropoda, Pulmonata). Can. J. Zool. *42*: 195–199.
PICHER, O., 1970: Zum Kupferhaushalt der Weinbergschnecke Helix pomatia L. Anz. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1970: 113–119.
— 1972: Atmung und Herzschlag einiger Landpulmonaten in Abhängigkeit von der Sauerstoffversorgung. Sitzungsber. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, *180*: 195–215.
POMEROY, D. E., 1968: Dormancy in the land snail, Helicella virgata (Pulmonata: Helicidae). Amst. J. Zool. *16*: 857–869.
— 1969: Some aspects of the ecology of the land snail Helicella virgata, in South Australia. Amst. J. Zool. *17*: 495–514.
POTONIÊ, H. W., 1924: Experimentell kritische Untersuchungen über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. Biol. Zbl. *44*, 16.
POTTS, W. T. W., 1967: Excretion in Molluscs. Biol. Rev. *42*: 1–41.
— 1968: Aspects of excretion in the molluscs. In: FRETTER, V.: Studies in the structure, physiology and ecology of Molluscs. Symp. Zool. Soc. Lond. *22*: 187–192.
PRECHT, E. und E. OTTO, 1950: Über die Atmung einiger Süßwasserpulmonaten und ihre Temperaturabhängigkeit. Zool. Anz. Erg. Bd. *145*: 768–777.
PRECHT, H. und J. CHRISTOPHERSEN, 1965: Temperaturadaptation des

Cilienepithels isolierter Kiemen und Fühlerspitzen von Mollusken. Z. wiss. Zool. *171*: 197—209.

PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN u, H. HENSEL, 1955: Temperatur und Leben. Heidelberg.

PRECHT, I., 1967: Untersuchungen über Diapause, Leistungsadaptation und Temperaturresistenz einiger Insekten und Schnecken. Z. wiss. Zool. *176*: 122—172.

PRECHT, Th., 1939: Die Resistenz gegen Austrocknung bei Planorbiden. Zool. Anz. *128*: 124—135.

PROSSER, C. L. ed., 1967: Molecular mechanisms of temperature adaptation. Amer. Ass. Advanc. Sci. Publ. 84; Washington.

PURCHON, R. D., 1968: The biology of the mollusca. Pergamon Press, Oxford, London, Edinb., N. Y., Toronto, Sydney, Paris, Braunschweig.

PUSSWALD, A. W., 1948: Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten. Z. vergl. Physiol. *31*: 227—248.

RAGHUPATHIRAMIREDDA, S. and K. SWAMI, 1963: Distribution of uric acid in the soft parts of the amphibious snail Pila. J. An. Morph. Physiol. *10*: 154—157.

RAGHUPATHIRAMIREDDA, S., 1966: Succinic dehydrogenase activity in the aestivating snail, Pila globosa (Swainson). Proc. Zool. Soc. India *15*: 88—89.

READ, K. R. H., 1962: Respiration of the bivalved molluscs Mytilus edulis L. and Brachidontes demissus plicatulus Lamarck as a function of size and temperature. Comp. Biochem. Physiol. *7*: 89—101.

REDICK, T. F., 1955: Studies on calcium deposition and exchange in Venus mercenaria. Diss. abstr. *15*: 862.

REES, K. R., 1953: Aerobic metabolism of the hepatopancreas of Helix pomatia. Biochem. J. *55*: 478—483.

REES, W. J., 1964/65: The aerial dispersal of mollusca. Proc. Malacol. Soc. Lond. *36*: 269—282.

RENSCH, B., 1932: Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfaktoren. Z. Morph. Ökol. Tiere *25*: 757—807.

RICHARDS, C. R., 1968: Aestivation of Biomphalaria glabrata (Basommatophora: Planorbidae). Genetic studies. Malacologia *7*: 109—116.

RISING, T. L. and K. B. ARMITAGE, 1969: Acclimation of temperature by the terrestrial gastropods, Limax maximus und Phylomycus carolinianus: oxygen consumption and temperature preference. Comp. Biochem. Physiol. *30*: 1091—1114.

ROACH, D. K., 1968: Rhytmic muscular activity in the alimentary tract of Arion ater (L.) (Gastropoda: Pulmonata). Comp. Biochem. Physiol. *24*: 865—878.

ROBERTSON, J. D., 1964: Osmotic and ionic regulation. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca. I: 283—311.

ROHLACK, S., 1959/60: Über das Vorkommen von Sexualhormonen bei der Meeresschnecke Littorina littorea L. Z. vergl. Physiol. *42*: 164—180.

ROSEN, B., 1930: Die Proteolyse bei Helix pomatia und Vivipara vivipara. Z. vergl. Physiol. *12*: 774—782.

— 1941: Intrazelluläre Verdauung bei Helix pomatia L. Zool. Jb. (Zool.) *60*: 241—252.

Rosenbaum, R. M. and B. Ditzion, 1963: Enzymic histochemistry of glandular components in digestive gland cells of the snail, Helix pomatia. Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole *124*: 211—224.

Roy, A., 1963: Étude de l'acclimation thermique chez les Arion circumscriptus. Canadian J. Zool. *41*: 671.

Sakharov, D. A. and T. Pécsi, 1965: Protecting and reactivating effect of serotonin on the heat-inactivated heart of the freshwater mussel. Hung. Akad. Sci. *32*: 117—121.

Sanchez, S. et H. Sablier, 1962: Histophysiology neuro-humorale chez quelques mollusques gastéropodes. II. Corrélations hormonales. Bull. Soc. Zool. France *87*: 319—330.

Sawicka, T. and T. Chojnacki, 1968: Formation of galactogen from glucose phosphates in albumen gland of Helix pomatia. Comp. Biochem. Physiol. *2*: 707—714.

Saxena, B., 1956: Excretory constituents of the blood in Pila globosa. Arch. Int. Physiol. Biochim. *64*.

Schlieper, C., 1950: Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. Biol. Zbl. *69*: 216—226.

— 1952: Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zbl. *71*: 449.

Schmidt, G., 1956: Der Stoffwechsel der Caraben (Ins. Coleoptera) und seine Beziehung zum Wasserhaushalt. Zool. Jb. (Allg. Zool.) *66*: 273—294.

Schmidt, H. A., 1955: Zur Abhängigkeit der Entwicklung von Gehäuseschnecken vom Kalkgehalt des Bodens. Dargestellt bei Oxychilus drapernaldi. Arch. Moll.-kunde *84*: 167.

Schmidt, R., 1966: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Eiweißdrüsen von Helix pomatia L. Ein Beitrag zum Sekretionsvorgang in diesen Drüsen und zum Problem der „Körnchenzellen". Gegenbaur morph. Jb. *109*: 213—218.

Schmdit-Nielsen, K., C. R. Taylor and A. Shkolnik, 1971: Desert snails: problems of heat, water and food. J. Exper. Biol. *55*: 385—398.

Schoffeniels, E. and R. Gilles, 1972: Ionoregulation and Osmoregulation in Mollusca. In: Florkin, M. and B. T. Scheer: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 393—420.

Schuurmans-Stekhoven, J. H., 1922: Über die Atmung der Schnecken Limax agrestis L. und Helix pomatia. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen 18.

Segal, E., 1956: Microgeographic variations as thermal acclimation in an intertidal mollusc. Biol. Bull. *111*: 129—152.

— 1959: Studies on annual rhythms of egg laying in slugs, under constant conditions. Anat. Rec. *134*: 636—637.

— 1961: Acclimation in Molluscs. Am. Zoologist *1*: 235—244.

— 1962: Initial response of the heart-rate of a gastropod, Acmaea limatula, to abrupt changes in temperature. Nature (London) *195*: 674—675.

Shalem, N., 1949: L'influence de la rosée et des brouillards sur la répartition des escargots. J. Conchyliol. *89*: 95—107.

SHERBET, G. V. and M. S. LAKSHMI, 1964: A study of carbohydrate metabolism in Planorbis exustus. J. Embryol. a. Exp. Morphol. *12*: 15—26.

SIMPSON, J. W. and J. AWAPARA, 1964: Phosphoneolpyruvat carboxykinase activity in invertebrates. Comp. Biochem. Physiol. *12*: 457—464.

SIMPSON, L., H. A. BERN and R. S. NISHIOKA, 1966: Survey of evidence for neurosecretion in gastropod molluscs. Amer. Zool. *6*: 123—138.

SIOLI, H., 1935: Über den Chemismus der Reparatur von Schalendefekten bei Helix pomatia. Zool. Jb. allg. Zool. *54*: 507—534.

SMARSH, A., H. H. CHAUNCEY, M. R. CARRIKER and P. PERSON, 1969: Carbonic anhydrase in the accesory boring organ of the gastropod, Urosalpinx. Amer. Zool. *9*: 967—982.

SMITH, B. J., 1966: Maturation of the reproductive tract of Arion ater (Pulmonata, Arionidae). Malacologia *4*: 325—349.

— 1967: Correlation between neurosecretory changes and maturation of the reproductive tract of Arion ater (Stylommatophora: Arionidae). Malacologia *5*: 285—298.

SPEEG, K. V. Jr. and J. W. CAMPBELL, 1968a: Formation and volatilization of ammonia gas by terrestrial snails. Amer. J. Physiol. *214*: 1392—1402.

SPEEG, K. V. and J. W. CAMPBELL, 1968b: Purine biosynthesis and excretion in Otala (= Helix) lactea: an evaluation of the nitrogen excretory potential. Comp. Biochem. Physiol. *26*: 579.

SPEEG, K. V. Jr. and J. W. CAMPBELL, 1969: Arginine and urea metabolism in terrestrial snails. Amer. J. Physiol. *216*: 1003—1012.

SPOEK, G. L., H. BAKKER and H. G. WOLVEKAMP, 1964: Experiments on the haemocyanin-oxygen equilibrium of the blood of the edible snail (Helix pomatia L.). Comp. Biochem. Physiol. *12*: 209—221.

STEPHENS, G. J. and G. C. STEPHENS, 1966: Photoperiodic stimulation of egg-laying in the land snail Helix aspersa. Nature (Lond.) *212*: 1582.

STOLKOWSKI, J., 1951: Essai sur le determinisme des formes mineralogiques du calcaire chez etres vivants (calcaires coquilliers). Ann. Inst. Ocean. *76*: 1.

STICKLE, W. B. and F. G. DUERR, 1970: The effects of starvation on the respiration and major nutrient stores of Thais lamellosa. Comp. Biochem. Physiol. *33*: 689—695.

STÖVER, H., 1971: Ionenhaushalt und Gefrierresistenz bei Arianta arbustorum. Diss. Innsbruck.

STRUMWASSER, F., J. W. JACKLET and R. B. ALVAREZ, 1969: A seasonal rhythm in the neural extract induction of behavioural egg-laying in Aplysia. Comp. Biochem. Physiol. *29*: 197—206.

SUMNER, A. T., 1965: The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of Helix. Quart. J. micr. Sci. *106*: 173—192.

— 1966: The fine structure of digestive-gland cells of Helix, Succinea and Testacella. J. roy. micr. Soc. *85*: 181—192.

— 1969: The distribution of some hydrolytic enzymes in the cells of the digestive gland of certain lamellibranchs and gastropods. J. Zool. (Lond.) *158*: 277—291.

THIELE, G., 1953: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die

Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden. Z. Zellforsch. mikroskop. Anat. *38*: 87—138.

THIELE, O. W., 1959: Die Lipide der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). I. Jahreszeitliche Veränderungen in der Zusammensetzung der Lipide. Z. vergl. Physiol. *42*: 484—491.

TILGNER-PETER, A., 1957/58: Jahreszeitliche und klimatische Schwankungen im Calcium- und Phosphat-Gehalt des Blutes von Helix pomatia. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. *67*: 365—372.

TRAMS, E. G., C. J. LAUTER, R. S. BOURKE and D. B. TOWER, 1965: Composition of Cepea nemoralis hemolymph and tissue extracts. Comp. Biochem. Physiol. *14*: 399—404.

TRÜBSACH, P., 1943: Der Kalk im Haushalt der Mollusken. Arch. Moll. *75*: 1.

— 1947: Der Kalk im Haushalt der Mollusken mit besonderer Berücksichtigung des physiologischen Vorganges der Schalenbildung. Arch. Moll. *76*: 145.

TSUKUDA, H. and W. OHSAWA, 1959: Temperature dependence and acclimatization of the rate of heart beat of a red snail, Physa sp., in relation to size. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., Ser. D. *10*: 105—114.

VALEN, E., 1958: Oxygen consumption in relation to temperature in some poikilothermes. Acta physiol. Scand. *42*: 358—362.

VAN DAM, L., 1935: On the utilization of oxygen by Mya arenaria. J. Exptl. Biol. *12*: 86—94.

VERNON, H. M., 1897: The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature II. J. Physiol. *21*: 443—496.

VISSER, S. A., 1965: A study on the metabolism during aestivation of the amphibious snail, Pila ovata. W. Afr. J. Biol. Chem. *8*: 41—47.

VÖLKER, J., 1959: Der chemische Einfluß von Kalziumkarbonat auf Wachstum, Entwicklung und Gehäusebau von Achatina fulica. Mitt. Hbg. Zool. Mus. *57*: 37—78.

VORWOHL, G., 1961: Zur Funktion der Exkretionsorgane von Helix pomatia L. und Achatina ventricosa Gould. Z. vergl. Physiol. *45*: 12—49.

WAGGE, L. E., 1951: The activity of amoebocytes and of alkaline phosphatases during the regeneration of the shell in the snail, Helix aspersa. Quart. J. Micr. Sci. *92*: 307—321.

— 1952: Quantitative studies of calcium metabolism in Helix aspersa. J. exp. Zool. *120*: 311—342.

WALKER, G., 1970a: The cytology, histochemistry and ultrastructure of the cell types found in the digestive gland of the slug Agriolimax reticulatus (Müller). Protoplasma *71*: 91—109.

— 1970b: Light and electron microscope investigations on the salivary glands of the slug, Agriolimax reticulatus (Müller). Protoplasma *71*: 111—126.

WARBURG, M. R., 1965: On the water economy of some Australian land snails. Proc. Malac. Soc. London *36*: 297—305.

WEINLAND, H., 1953: Über den Galactogenabbau durch Fermente in vitro. Versuche an der Weinbergschnecke. II. Abspaltung von D- und L-Galaktose aus Galaktogen. Biochem. Z. *324*: 74—82.

WELLS, G. P., 1944: The water relations of snails and slugs. III. Factors determining activity in Helix pomatia. L. J. Exptl. Biol. *20*: 79—87.

WELLS, N. A., 1935: Change in rate of respiratory metabolism in a teleost fish induced by acclimatization to high and low temperature. Biol. Bull. (Am.) *69*: 361—367.

WIESER, W., H. FRITZ and K. REICHELT, 1970: Jahreszeitliche Steuerung der Atmung von Arianta arbustorum. Z. vergl. Physiol. *70*: 62—79.

WIESER, W. und H. FRITZ, 1971: Seasonal changes of metabolism in Arianta arbustorum (Gastropoda, Pulmonata). The cholinesterase of the blood. Comp. Biochem. Physiol. 39A: 63—73.

WILBURG, K. M. and L. H. JODREY, 1955: Studies on shell formation: The inhibition of shell formation by carbonic anhydrase inhibitors. Biol. Bull. *108*: 359.

WILBUR, K. M., 1960: Shell structure and mineralization in molluscs. Am. Ass. Adv. Sci. Publ. *64*: 15.

— 1964: Shell formation and regeneration. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca I: 243—282.

— 1972: Shell formation in Molluscs. In: FLORKIN, M. and B. T. SCHEER: Chemical Zoology. VII. Mollusca: 103—145.

WILLEMS, H. P. A., 1932: Über die Herzbewegungen bei der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Z. vergl. Physiol. *17*: 1—100.

WIT, F., 1933: Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Größe der Atemöffnung bei Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. *18*: 116—124.

WOLVEKAMP, H. P. und H. J. KERSTEN, 1934: Über die Sauerstoffdissoziationskurve vom Blute der Weinbergschnecke Helix pomatia. Z. vergl. Physiol. *20*: 702—712.

WONDRAK, G., 1968: Elektronenoptische Untersuchungen der Körperdecke von Arion rufus L. (Pulmonata). Protoplasma (Wien), *66*: 151—171.

YSSELING, M. A., 1931: Über die Atmung der Weinbergschnecke. Z. vergl. Physiol. *13*: 1—60.

ZIMMERMANN, K., 1931: Wasseraufnahmefähigkeit von ausgetrockneten Eobania vermiculata. Arch. Moll. *63*: 85—86.

Im Zeitraum zwischen Einreichung (26. 1. 1973) und 1. Korrektur (28. 1. 1974) des Manuskriptes kamen noch folgende zum Thema gehörende, im Text aber nicht mehr berücksichtigte Arbeiten dazu:

BADMAN, D. G. and S. L. CHIN, 1973: Metabolic responses of the freshwater bivalve, Pleurobema coccineum (Conrad), to anaerobic conditions. Comp. Biochem. Physiol. B, 44: 27—32.

BARDON, O., P. LUBET and M. A. DROSDOWSKY, 1971: Biosynthèse des stéroides chez un mollusque gastéropode marin, Crepidula fornicata (Phil.). Steroidologia 2: 366—377.

BOYDEN, C. R., 1972: Aerial respiration of the cockle Cerastoderma edule in relation to temperature. Comp. Biochem. Physiol. A, 43: 697—712.

BURTON, R. F., 1972: The storage of Calcium and Magnesium phosphates and of calcite in the digestive glands of the pulmonata (Gastropoda). Comp. Biochem. Physiol. A, 43: 655—663.

CRENSHAW, M. A., 1972: The inorganic composition of molluscan extrapallial fluid. Biol. Bull. 143: 506—512.

DE ZWAAN, A., 1972: Pyruvate kinase in muscle extracts of the sea mussel Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol. B, 42: 7—14.

DE ZWAAN, A. and D. I. ZANDEE, 1972: The utilization of glycogen and accumulation of some intermediates during anaerobiosis in Mytilus edulis. Comp. Biochem. Physiol. B, 43: 47—54.

DE ZWAAN, A. and D. I. ZANDEE, 1972: Body distribution and seasonal changes in the glycogen content of the common sea mussel Mytilus edulis. Comp. Biochem. Physiol. A, 43: 53—58.

DE ZWAAN, A. and W. J. A. VAN MARREWIJK, 1973: Anaerobic glucose degradation in the sea mussel Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol. B, 44: 429—439.

FRIED, G. H. and N. L. LEVIN, 1973: Enzymatic activity in hepatopancreas of Nassarius obsoletus. Comp. Biochem. Physiol. B, 45: 153—157.

HALEY, G. F. and M. A. GIBSON, 1971: Calcium storage in the soft tissues of fresh-water gastropods. The influence of environmental calcium concentrations. Canadian J. Zool. 49: 1001—1004.

HORNE, F. R., 1973: The utilization of foodstuffs and urea production by a land snail during estivation. Biol. Bull. 144: 321—330.

LEHOUX, J. G. and E. E. WILLIAMS, 1971: Metabolism of progesterone by gonadal tissue of Littorina littorea (L.) (Prosobranchia, Gastropoda). J. Endocr. 51: 411—412.

MACHIN, J., 1972: Water exchange in the mantle of a terrestrial snail during periods of reduced evaporative loss. J. Exp. Biol. 57: 103—111.

NAGABHUSHANAM, R. and B. M. MANTALE, 1971: Physiology of hibernation in the land snail, Cryptozona semirugata. Riv. Biol. 65: 53—76.

STÖVER, H., 1973: Über den Wasser- und Elektrolythaushalt von Arianta arbustorum (L.). J. Comp. Physiol. 83: 51—61.

TRAMELL, P. R. and J. W. CAMPBELL, 1972: Arginine and urea metabolism in the south american land snail, Strophocheilus oblongus. Comp. Biochem. Physiol. B, 42: 439—449.

VAN DER HORST, D. J. and D. I. ZANDEE, 1973: Invariability of the composition of fatty acids and other lipids in the pulmonate land snail Cepea nemoralis (L.) during an annual cycle. J. Comp. Physiol. 85: 317—326.